

SCHWANZFUNKTIONEN bei WIRBELTIEREN

Ein Beitrag
zur vergleichenden Biologie und Psychologie
der Wirbeltiere

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Peter BOPP
aus Basel.

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1954

SCHWANZFUNKTIONEN bei WIRBELTIEREN

Ein Beitrag
zur vergleichenden Biologie und Psychologie
der Wirbeltiere

INAUGURALDISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT BASEL

von

Peter BOPP

aus Basel.

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1954

Genehmigt von der Philosophisch-naturwissen-
schaftlichen Fakultät auf Antrag der

Herren Professoren Dr. Heini HEDIGER und
Dr. Adolf PORTMANN.

Basel, den 17. Febr. 1953.

Prof. Dr. P. HUBER

Dekan



Separatabdruck aus *Revue Suisse de Zoologie*,
Tome 61, Fasc. 1, März 1954.

CURRICULUM VITAE

Ich, Peter Paul BOPP, heimatberechtigt in Basel, wurde am 13. März 1928 als Sohn des Paul BOPP (kaufmännischer Angestellter in Basel) und seiner Gattin Frieda, geb. SIEBOLD in Basel geboren.

Nach der Primarschulzeit (1935-1939) besuchte ich das Realgymnasium Basel und erlangte 1947 das Reifezeugnis (Typus B); anschliessend immatrikulierte ich mich an der Universität Basel und wandte mich bis zum Frühjahr 1953 vorwiegend naturwissenschaftlichen Studien zu.

Ich besuchte die Vorlesungen und Praktica der Herren Professoren und Dozenten R. BRÜCKNER, A. BÜHLER, B. DUKOR, M. Geiger-HUBER, R. GEIGY, P. HÄBERLIN, C. HAFETER, E. HANDSCHIN, H. HEDIGER, K. JASPERS, H. KUNZ, R. LAUR, M. LÜSCHER, H. MENG, H. MISLIN, H. NÜESCH, A. PORTMANN, E. PROBST, M. REICHEL, O. SCHÜEPP, F. SPEISER, J. E. STAHELIN, W. VISCHER, L. VONDERSCHMITT.

Die Dissertation entstand im Basler Zoologischen Garten unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. HEDIGER.

1950 legte ich die Nebenfachexamina in Botanik, Psychologie und Ethnologie ab. Während des Sommersemesters 1951 studierte ich als Hörer an der Faculté des Sciences der Université de Paris und arbeitete für meine Dissertation im Parc Zoologique du Bois de Vincennes und in der Ménagerie du Jardin des Plantes (Prof. A. URBAIN).

Seit Herbst 1950 vikarierte ich zeitweise an der Knabenrealschule Basel-Stadt; seit Mai 1953 arbeite ich als Assistent im Zoologischen Institut der Universität Bern (Prof. Dr. F. BALTZER).



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren

Ein Beitrag zur vergleichenden Biologie und Psychologie
der Wirbeltiere

von

Peter BOPP

Mit 24 Textabbildungen.

INHALT:

A. *Einleitung.*

B. *Mechanische Schwanzfunktionen:*

1. Lokomotion; 2. Stütze; 3. Greiforgan; 4. Steuer; 5. Gleichgewichtsorgan; 6. Tragfläche; 7. Kopfpolster; 8. Territoriummarkierung; 9. Paarung und Paarungszeremoniell; 10. Schutz und Abwehr; 11. Brutpflege.

C. *Vegetative und animalische Schwanzfunktionen:*

1. Akzessorische Wärmeregulation; 2. Tastorgan; 3. Fettspeicher.

D. *Psychische Schwanzfunktionen:*

I. Der Schwanz als Ausdrucksorgan:

1. Vitales Bewegungsbedürfnis; 2. Schwanzhaltungen während der Defäkation und der Miktion; 3. Schwanzgestik bei Huftiersäuglingen; 4. Sexuelle Reaktionen; 5. Zur Terminologie der Begriffe Abwehr, Drohung und Warnung; 6. Drohreaktionen; 7. Inferioritätsreaktionen; 8. Ausdruckserscheinungen während der Territoriummarkierung; 9. Schwanzschütteln als Übersprungbewegung; 10. Autotomie und Regeneration; 11. Fluchtreaktionen; 12. Freundschaftliche Gebärde; 13. Bettelorgan; 14. Aufregungszustände.

II. Schwanzhaltungen und -bewegungen als Artmerkmale.

III. Der Schwanz in seiner Beziehung zum Anapol.

IV. Zur Frage der funktionellen Wertigkeit des Schwanzes.

E. *Zusammenfassung.*

F. *Nachwort.*

G. *Literatur.*

A. EINLEITUNG

„Wie der Mensch immer mehr ist als das, was er wissenschaftlich über sich aussagen kann, so ist auch das Tier stets mehr als das, was wir jeweils forschend von ihm erfassen können.“

(PORTMANN, 1948, p. 325.)

Die zunehmende gestaltliche Differenzierung von archaischen zu evoluierten Wirbeltierorganismen geht Hand in Hand mit psychischer Entwicklung und steigenden Ausdrucksmöglichkeiten, die sich verschiedener Körperorgane und -strukturen bedienen.

Ein solches Organ ist der Schwanz. Besonders wo er von Elementarfunktionen (z. B. Lokomotion) entlastet ist, kann er oft andere, sogar mehrere Funktionen zugleich übernehmen. Die vorliegende vergleichend-biologische Studie will in erster Linie die Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren in ihrer Gesamtheit würdigen. Bis dahin ist der Schwanz, sofern ihm nicht eine offensichtliche mechanische Funktion zukam, im Grossen und Ganzen als bedeutungsloser Appendix übergangen worden. Selbstverständlich kann eine derartige Übersicht nur ein erster vorläufiger Versuch sein.

Im Vordergrund stand die auf unseren biologischen Sonderfall abgestimmte phänomenologische Arbeitsweise, die durch einige einfache Experimente und morphologische Untersuchungen ergänzt wurde. Das Grundlegende der phänomenologischen Methode ist die möglichst vorurteilslose Beschreibung tierlichen Verhaltens. Ferner gilt es, das Tier in einer seiner Lebensweise weitgehend adäquaten Umgebung zu beobachten. Wenn immer möglich, wurden Spezies, Alter, Geschlecht, Zeit, Ort und nähere Begleitumstände berücksichtigt.

Die phänomenologische Methode ist meines Erachtens nicht mehr und nicht minder objektiv als andere Forschungsrichtungen, nur stellt sie an den Beobachter insofern grössere Anforderungen, als er sich dem Tier mehr anpassen und sich zugleich dieser Anpassung stets bewusst bleiben muss. Deshalb ist neben dem empirischen Vorgehen gerade in der Tierpsychologie auch die Intuition von Bedeutung. Der Beobachter entwickelt im steten Umgang mit lebenden Tieren ein gewisses „Feingefühl“ für die Wahrnehmung minimaler Reaktionen, die oft recht schwer darzustellen sind. Auf dieses Faktum stützt sich letztlich die Phänomenologie: Der Mensch besitzt ein Minimum an unmittelbarem Verstehen des Tieres. BUYTENDIJK (1938) spricht von der inneren Verständlichkeit der lebenden Phänomene, von der Einheit der inneren Gefühlsregungen, HEDIGER (1940, 1941, 1942) seinerseits von Angleichungstendenzen. Solche haben bei Tier und Mensch eine unmittelbare, primäre Tier-Mensch-Beziehung zur Voraussetzung. In der Begegnung mit Tieren ist der Mensch sowohl objektiver Beobachter als auch mitfühlender Artgenosse. Eine umfassende Tierpsychologie kann Anthropomorphismen in dieser Hinsicht nicht grundsätzlich ausschalten; sie wird sie in die biologische Methodik sinnvoll einordnen und mitberücksichtigen müssen.

Neben feldzoologischen Studien wurde im Zoologischen Garten Basel, dann während dreier Monate im Parc Zoologique du Bois de Vincennes (Paris) und in der Menagerie des Jardin des Plantes (Paris) beobachtet. Dabei wurden neben Skizzen ca. 250 photographische Dokumentaufnahmen gemacht.

Als Schwanz bezeichnet man den bei Wirbeltieren an die Beckenregion nach hinten anschliessenden, durch eine spezifische Anzahl teils freier, teils mit dem Becken verwachsener Wirbel gestützten, beweglichen oder unbeweglichen Körperabschnitt und dessen Anhänge. Der Schwanz kann morphologisch in die allgemeine Körperform des Tieres eingefügt sein (Fische, viele Reptilien) oder als anders gestalteter Körperanhang auftreten (Säuger). Die Verbindungsstelle zwischen Rumpf und äusserem Schwanz bezeichnen wir als Schwanzwurzel. Gemäss den Funktionen unterscheiden wir hier drei, im Einzelnen mehr oder weniger bestimmbare Regionen des äusserlich sichtbaren Schwanzes: 1. Basisstück; 2. Mittelstück; 3. Endstück. Bei der Angabe von Schwanzhaltungen und -bewegungen werden, wenn möglich, folgende Winkel berücksichtigt: 1. Bewegungswinkel des Schwanzes bei Pendel- und Horizontalbewegun-

gen (BW); 2. Schwanz-Körper-Winkel (SKW); 3. Schwanzbasisstück-Körper-Winkel (BKW); 4. Schwanzmittelstück-Körper-Winkel (MKW); 5. Schwanzendstück-Körper-Winkel (EKW). Auch „unechte“ Schwanzfedern (z. B. Oberschwanzdecken bei *Pavo*) werden berücksichtigt; schliesslich wird unter dem Ausdruck „Analpol“ die hintere Rumpfpartie und deren Anhänge verstanden.

B. MECHANISCHE SCHWANZFUNKTIONEN

1. Lokomotion

Ausschliessliches Lokomotionsorgan.

Der Schwanz tritt als Fortbewegungsorgan an Stelle paariger Extremitäten bei caudigraden Fischen, aquatilen Amphibien, fusslosen Schleichen, Schlangen, Walen und Sirenen auf. Meist sind grössere oder kleinere Partien der Rumpfreion, zusammen mit dem Schwanz, an der Lokomotion beteiligt. Ausnahmen bilden die pinnigraden Fische, bei denen der Schwanz nicht oder zum mindesten nicht ausschliessliches Lokomotionsorgan ist (*Tetrodon*, *Diodon*, *Myliobatidae*, *Hippocampus*).

Zusätzliches Lokomotionsorgan.

Bei Salamandern dient der Schwanz, neben seiner lokomotorischen Funktion beim Schwimmen, in Zusammenarbeit mit den hinteren Extremitäten auch dem Springen auf dem Land (*Batrachoseps attenuatus*, *Plethodon cinereus*, *Desmognathus fuscus*) (BOEKER 1935, Bd. 1, p. 137). Unter den Reptilien gehören zu den temporären Wasserformen mit Ruderschwanz die Brückenechsen, gewisse Warane und Leguane, Krokodile, Alligatoren, nach BARBOUR (1921, p. 42) der Skink *Tropidophorus*. Bei Eidechsen wirkt der Schwanz an der Schlängelbewegung des gesamten Körpers mit; die Lokomotionsgeschwindigkeit schwanzloser Individuen ist beträchtlich herabgesetzt. Die Schwanzspitzen der *Lygodactylus*-Arten tragen auf der Unterseite Saugscheiben (BOEKER 1935, p. 83). Unter den Säugetieren finden wir ebenfalls temporäre Wasserformen mit runden, dorso-ventral oder lateral abgeplatteten Schwänzen, die beim Schwimmen Verwendung finden: *Lutra lutra*, *L. canadensis*, *Chironectes*, *Fiber zibethicus*, *Neomys fodiens*, *Potamogale velox*, *Limnogale mergulus*.

Eine gewisse lokomotorische Bedeutung besitzt der Schwanz auch bei manchen auf dem Land lebenden Säugern. Bei langsamer Fortbewegung übernimmt der Känguruschwanz die Funktion einer stützenden Extremität, solange die Hinterextremitäten vom Boden gehoben und nach vorn geschoben werden. Lokomotionsorgan in diesem Sinne ist der Schwanz auch bei *Didelphys* (HEDIGER 1934 a, p. 40; HARTMAN 1952). Fledermäuse (z. B. *Nyctalus noctula*, *Myotis myotis*) benutzen ihren Schwanz als Abstossorgan beim Auffliegen vom flachen Boden (BOPP 1949, p. 54). Bei Klammeraffenarten und anderen Cebiden kommt der Schwanz als Lokomotionsorgan funktionell einer Extremität gleich (siehe dazu Gehirnuntersuchungen von FULTON und DUSSE de BARENNE (1933) an *Ateles ater*, wonach die motorische Cortex-Zone für „Schwanzbewegung“ bei ausgesprochenen Greifschwänzern grösser sein kann als diejenige für die Bewegung der hinteren Extremitäten).

Nagetiere unterstützen ihre Sprünge oft durch den Schwanz. Über die Beziehung Schwanzmorphologie — Lokomotion bei Säugern siehe DOR (1937), über einige mechanische Funktionen MERTENS (1921).

2. Stütze.

Der Lokomotion dienende Schwänze können obligatorisch oder fakultativ Stützorgane sein. *Periophthalmus* kann sich auf der Schwanzflosse senkrecht aufrichten; ebenso *Syngnathus floridae*. Als temporäres Stützorgan wird der Schwanz bei den Urodelen und bei Vertretern aller Reptilien-Ordnungen verwendet. *Chamaeleo* benutzt auf flachem Boden seinen gerollten Schwanz als Stütze. Grabende Schlangen (*Typhlopidae*, *Uropeltidae*) besitzen verkürzte Stemmschwänze. Nach WERNER (in BOEKER 1935) zeigen Baumeidechsen (z. B. *Draco volans*) Hornschuppen an der Basis des Schwanzes, die dem Erklettern von Baumstämmen dienen. Dass der Eidechsen Schwanz ganz allgemein stützende Funktion besitzt, ist jedem Feldbeobachter bekannt. Über bipedes Gehen mit Unterstützung des Schwanzes bei *Varanus komodoensis* berichtet BURDEN (in HEDIGER 1934, p. 495.).

Bei Vögeln ist die Verwendung der Schwanzfedern als Stütze weit verbreitet. Am auffälligsten zeigen sie die Klettervögel (*Picidae*, besonders *Picinae*, dann *Certhia*). Auch andere Vögel benutzen zeitweise ihren Schwanz als Stütze (Alken, Schwalben,

Papageien, Pinguine, Nachtschwalben, Eulen, Marabus, Sperlinge, Kormorane, Stare, Wiedehopfe).

Während des Kampfes stützen sich die Känguruhs bisweilen lediglich auf ihre Schwänze und schlagen mit beiden Hinterextremitäten zugleich gegen den Gegner. Während der Begattung wird der Schwanz ebenfalls aufgesetzt, und zwar in beiden Geschlechtern. *Anomalurus* und *Idiurus* zeigen an der Schwanzbasis Hornschuppen, die das Erklettern von Baumstämmen erleichtern (BOEKER 1935, p. 80). Mäuse stützen sich, auf den Hinterextremitäten aufrichtend, auf ihren Schwanz (Fig. 1). Der auf- oder angelegte Schwanz scheint ihnen ein Gefühl besonderer Sicherheit zu verleihen. *Mus musculus* und weisse Mäuse zeigen während des Kletterns eine deutliche Schwanzsteifung, ebenso *Muscardinus avellanarius*. *Dipus* sitzt meist auf den langen Hinterextremitäten und dem känguruhartigen Schwanz, ebenso *Sicista betulina* (GOTTLIEB, geb. von SANDEN 1950, p. 103/7). Auch *Orycteropus*, *Castor fiber*, *Mungos*, *Mephitis mephitis*, Meerkatzen, *Macaca irus* und *Ailuropus melanoleucus* (letzterer nach SCHNEIDER 1939, p. 203/5) verwenden ihre Schwänze bisweilen als Stütze, ebenso *Tamandua* in der Abwehrstellung (BOURLIERE 1951, p. 83).

3. Greiforgan.

Greifen im Dienste der Lokomotion und der Sicherung.

Vom einfachen, dem Tier beim Klettern oder in der Ruhestellung Sicherheit bietenden Schwanzgreifen bis zu den eigentlichen Wickel- und Aufhängeschwänzen mit weitgehendem Extremitätencharakter kommen bei Wirbeltieren alle Übergänge vor. Bei *Hippocampus* und *Nerophis* ist der Schwanz verlängertes Greiforgan (siehe dazu PETERS 1951). Greifschwänze besitzen nach van DENBURGH *Autodax iecanus*, nach BANTA und Mc ATEE *Spelerpes* und nach MOLLER *Chioglossa lusitanica* (alle in BREHM 1912, Bd. 4).

Mehr oder weniger als Greiforgan ist der Schwanz tätig bei gewissen Amphisbaeniden und bei Schlangen, wobei oft besondere Wickelschwänze ausgebildet sind (*Atheris*, *Boidae*, *Corallus*, *Elaphe longissima*, *Herpetodryas carinatus*, *Lachesis*). Chamaeleontiden benützen ihren Rollschwanz beim Klettern. Unter den Scinciden besitzt nur die baumbewohnende *Corucia zebrata* einen ausgesprochenen Wickelschwanz (HEDIGER 1937, p. 591). Ferner ist der

Schwanz Greiforgan bei *Varanus prasinus*, mehr oder weniger bei verschiedenen Baumeidechsen (z. B. *Polychrus acutirostris*) (BOEKER 1935, p. 61) und unter den Agamen bei der Gattung *Cophotis*.

Greifschwänzer unter den Säugetieren sind mit Ausnahmen (z. B. *Bettongia*) meist Baumbewohner, deren Schwänze in der entwickeltsten Form eine nackte, sehr sensible Spitze aufweisen

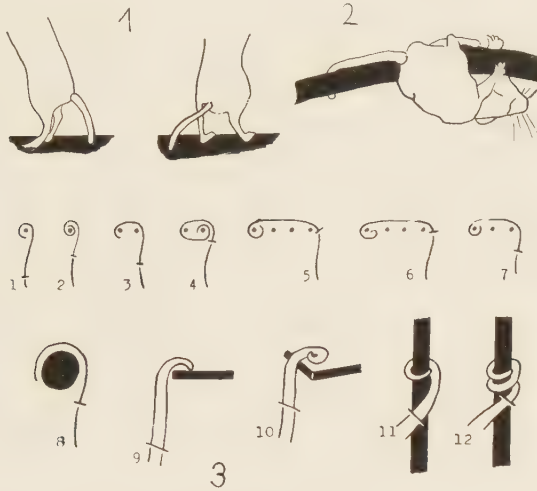


FIG. 1-3.

1. *Apodemus flavicollis* benützt den Schwanzstummel (übriger Teil autotomiert) als Stütze.
2. Kletternde weisse Maus.
3. Einige Möglichkeiten der Fixation mit dem Schwanz bei *Ateles belzebuth*:
 - 1-7. Fixation am Gitter (Querschnitt);
 - 8. Fixation an breiten Gegenständen;
 - 9-10. Fixation an vorstehendem Brett;
 - 11-12. Fixation an Stab.

(Die Strichmarke gibt das proximale Ende der haarlosen, ventralen Greiffläche an.)

(*Didelphys*, *Ateles*, usw.). Bei den folgenden Formen ist der Schwanz zugleich eigentliches Aufhängeorgan, das bisweilen allein die Körperlast trägt:

Marsupialia (*Didelphys*, *Bettongia*, viele *Phalangeridae*).

Pholidota (*Manis*).

Xenarthra (*Tamandua*, *Cyclopes didactylus*).

Rodentia (*Coëndu*, *Chiruromys*, *Micromys minutus*, *Mus musculus*, *Capromys*, *Plagiodontia*, *Sicista betulina*) (Fig. 2).

Carnivora (*Potos*, *Arctictis*, *Cercoleptes*).

Simiae (*Cebidae*: *Ateles*, *Alouatta*, *Lagothrix*, *Brachyteles*, *Cebus*, *Saimiri*) (Fig. 3).

Materialtransport.

Plethodon oregonensis transportiert seine Eier eingerollt in der Schwanzschlinge (VAN DENBURGH in BREHM 1912, Bd. 4, p. 80). Vom *Ornithorhynchus anatinus* ♀ berichtet FLEAY (1944, p. 44), dass es Nestmaterial mit dem beweglichen Schwanz ergreife und transportiere; dasselbe gilt nach GOULD (in BREHM 1912, Bd. 10, p. 190) für *Bettongia*, nach HEDIGER (1934 a, p. 40/1) für *Didelphys paraguayensis* und nach LAYNE (1951) für *D. virginiana*. Ähnlich wie das Schnabeltier kann auch *Castor* Material in seiner nach vorn eingeklappten Schwanzkelle transportieren (WARREN, 1927, p. 29). Bei den Rollschwanz-Cebiden kommt das Ergreifen von Material mit dem Schwanzendstück oft spielerisch vor. Versuche an *Ateles belzebuth* ergaben folgende Resultate und Folgerungen (siehe dazu auch GUILLAUME und MEYERSON 1931, p. 525):

1. Nahrung (u. a.) wird nur dann mit Hilfe des Schwanzes ergriffen, wenn es dem Tier nicht möglich ist, sie mit den Händen direkt zu erreichen.

2. Ohne direktes Tasten mit dem Schwanzende oder ohne dauernde optische Orientierung können die Tiere kein Material ergreifen. Fig. 4 zeigt die optische Orientierung.

3. Nie wird ein Nahrungsbissen mit dem Schwanz direkt zum Mund geführt: entweder wird er mit den Händen aus dem eingerollten Schwanzende genommen, oder das Tier ergreift den Schwanz mit einer Hand und führt ihn samt Leckerbissen zum Mund (Fig. 6).

4. Das ♂ der beiden beobachteten Tiere holte Nahrung nie mit dem Schwanz heran, obwohl es den Vorgang täglich beim ♀ sehen konnte. Dieses Verhalten eines sonst völlig normalen und intelligenten Tieres musste auf bedeutend grössere Scheuheit zurückgeführt werden. Der vorliegende Fall zeigt die Abhängigkeit von Dressurerfolgen vom Zahnheitsgrad des betreffenden Tieres.

5. Die Präzision der Schwanzbewegungen beim Ergreifen von Nahrung ist abhängig von der jeweiligen Übung; sie ist von Natur aus gering:

a) Bissen in Schwanzreichweite (bis 53 cm) auf flacher Unterlage konnten durch horizontale Greifbewegungen meist gut gefasst werden (Fig. 4).

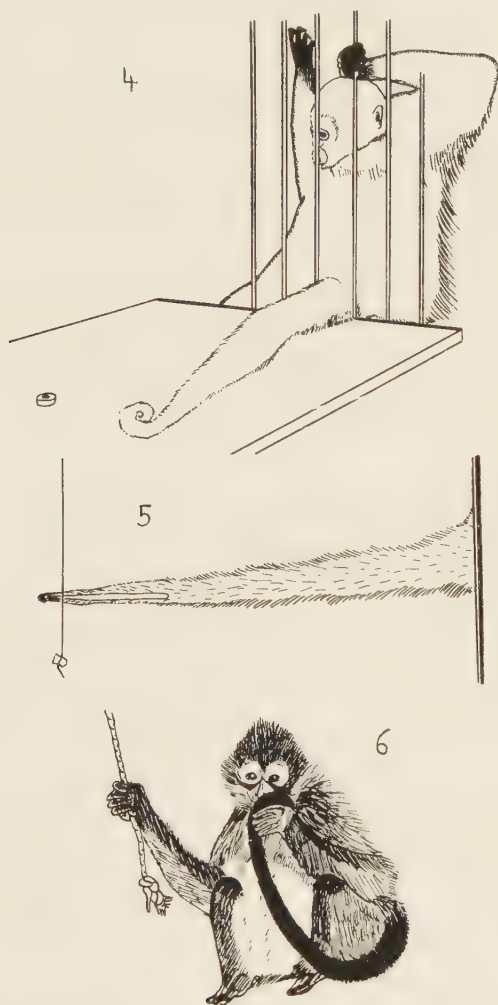


FIG. 4-6.

4. *Ateles belzebuth* ♀ ergreift mit dem Schwanz einen Leckerbissen.
 5. *Ateles belzebuth* ♀ ergreift den vertikalen Bindfaden.
 6. *Ateles belzebuth* ♀ führt mit der Hand den Schwanz, der einen Leckerbissen ergriffen hat, zum Mund.

b) Auf schmaler Unterlage oder an deren Rande dargebotene Bissen wurden meist hinuntergewischt, ohne vorher ergriffen worden zu sein.

- c) Bissen, die auf horizontal verlaufenden Schäftchen von 1 cm Abstand geboten wurden, konnten nicht oder nur zufällig erreicht werden.
- d) Bissen an vertikalem Bindfaden wurden meist nicht direkt angegangen; das Tier ergriff irgendwo den Faden, zog ihn heran und löste den Bissen vermittels der Hände aus der Schlinge (Fig. 5).

6. Hinter Brettchen oder in Schalen versteckte, für das Tier optisch nicht wahrnehmbare Bissen interessierten nicht; rein tastende Versuche führten selten zum Erfolg.

Bei *Ateles* kommt das Ergreifen von Material (besonders Nahrung) mit dem Schwanz in freier Natur wohl höchst selten vor; es kann aber in Gefangenschaft erlernt werden bei entsprechender Futterdarbietung und bei Erreichung eines gewissen Grades von Zähmheit.

Taschenbildung.

Das „Taschenmachen“ bei Microchiropteren tritt während der Nahrungsaufnahme bei fliegenden oder sitzenden Tieren auf und äussert sich in einem leichten ventralen Einklappen des Uropatagiums; ein mit dem Mund ungeschickt gefasstes oder zu grosses Beutetier wird gegen den Flugbeutel gestemmt und richtig gefasst und verzehrt. Die gleiche Stellung nehmen auch gebärende ♀♀ vieler Fledermausarten ein.

4. Steuer.

Steuerfunktion kommt den Schwänzen bei Fischen und schwimmenden Urodelen zu; dabei kann der Schwanz seine lokomotorische Funktion bisweilen weitgehend aufgeben und nur noch als Steuer dienen (*Rajidae* als Brustflossenschwimmer, *Orthogoriscus* als Rücken- und Afterflossenschwimmer). Der bei rascher Lokomotion meist vom Boden leicht abgehobene Schwanz dient den langschwänzigen Reptilien beim Schwimmen, Laufen und Springen, speziell bei plötzlicher Richtungsänderung, als Steuer. Die Schwanzfedern, sofern sie nicht eine extreme Gestaltung aufweisen, dienen vorwiegend der Höhen- und Tiefensteuerung bei fliegenden und schwimmenden Vögeln. Bei Säugern übernimmt der Schwanz Steuerfunktion bei springenden Typen mit ausgestrecktem Schwanz (Schwanzaffen, Hörnchen, Flughörnchen, Flugbeutler, Katzen, Känguruhs, Springnager), bei schwimmenden und fliegenden Typen (bei Chiropteren z. B. nehmen Schwanz, Hinterextremitäten und

das bei insectivoren Arten besonders entwickelte Uropatagium Anteil an der in erster Linie durch die Flügel bewirkten Körpersteuerung).

5. Gleichgewichtsorgan.

Im besonderen wird der Schwanz als Gleichgewichtsorgan benutzt bei baumbewohnenden oder zeitweise biped laufenden Echsen. Bei Vögeln hat der Schwanz erheblichen Anteil an der Erhaltung des Gleichgewichts. Wo er bei Säugern Steuerfunktion übernimmt, wird er zugleich auch als Gleichgewichtsorgan auftreten; ferner noch bei anderen springenden und kletternden Langschwanzsäugern (Beuteltiere, Insektenfresser, Schuppentiere, Raubtiere, vor allem Nager).

6. Tragfläche.

MERTENS (in BOEKER 1935, p. 93) hat an „fliegenden“ Reptilien (*Ptychozoon kuhli*) beobachtet, dass beim Sprung die Hautlappen am flachen Schwanz gespannt werden und dadurch die Fallgeschwindigkeit vermindern. Durch Spreizen der Schwanzfedern wird bei Vögeln eine Vergrößerung der Tragfläche erreicht. Eine erweiterte Tragfläche wird geschaffen durch das Uropatagium bei den Chiropteren und den Galeopitheciden, ferner durch abgeplattete Schwänze mit lateralen Haarfahnen bei Säugern, die weite Sprünge durch die Luft unternehmen (Flughörnchen, *Sciurus*-Arten, Siebenschläfer). Bei all den Tieren, deren Schwanz mit seinen Anhängen als Tragfläche tätig ist, wird diese, wenn sie dem umgebenden Medium maximalen Widerstand leistet, eine Bremswirkung ausüben können (siehe dazu BREDER 1926, p. 208).

7. Kopfpolster.

Bei kleineren Säugetieren mit buschigen Schwänzen kann man oft beobachten, dass sie ihren Schwanz nach vorn schlagen und während des Schlafens als Kopfpolster benutzen (z. B. Hauskatzen, *Megalotis zerda*, *Felis pardus*).

8. Territoriummarkierung.

Die ♂♂ von *Hippopotamus amphibius* und *Choeropsis liberiensis* (seltener auch die ♀♀) verschleudern mit Hilfe des Schwanzes, der in schwirrende Bewegung versetzt wird, aus dem After austretende

Kotpartikel, vermischt mit Urin, der aus dem caudalwärts nach oben gerichteten Penis auf den Schwanz zu gespritzt wird (siehe HEDIGER 1944, p. 176/7). Die Beigabe von Urin im ♂ Geschlecht ist nicht obligatorisch.

9. Paarung und Paarungszeremoniell.

Das ♂ von *Xiphophorus* stösst mit seinem Schwanzflossenfortsatz gegen die Urogenitalpapille des ♀ und bewirkt damit einen mechanischen, sexuellen Berührungssreiz (MEISENHEIMER 1921, p. 382). *Scyllium catulus* ♂♂ umschlingen ringförmig das ♀, *Petromyzon* ♂♂ mit dem Schwanz spiralig den Schwanz des ♀ während der Begattung (ebd. p. 170/1).

Ebenso umschlingt während der Kopulation das ♂ in vielen Fällen das ♀ mit dem Schwanz, so bei *Megapterna montana* und *Euproctus* (ebd. p. 170). HILZHEIMER (1913, p. 343) erwähnt Horntuberkel an der Unterseite der Schwanzbasis bei Oeduriden und Schwanzbasissporen bei den Tejiden *Cnemidophorus* und *Centropyx* als Hilfsorgane bei der Begattung. Schwanzschlagen und -greifen vor und während der Begattung ist auch bei *Natrix natrix* beobachtet worden (MEISENHEIMER 1921, p. 229).

10. Schutz und Abwehr.

Bei evoluierten Säugetieren (grössere Raubtiere, Huftiere, Affen) bildet der Schwanz einen mechanischen Schutz der höchst sensiblen Anal-Genital-Zone. Gerade diese für hochbeinige Säuger so wesentliche Funktion des Schwanzes darf nicht übersehen werden; hier hat sich eine sehr bezeichnende Wandlung im Bereich mechanischer Schwanzfunktionen bei Wirbeltieren vollzogen: das bei archaischen Typen vorwiegend lokomotorisch tätige Organ wurde beim evoluierten Typ im Zusammenhang mit der Abhebung des Körpers vom Boden und der zunehmenden semantischen Gestaltung des Analpols zum mechanischen Schutzorgan.

Schlagfähige, bei Fischen und Reptilien teils mit Widerhaken Dornen oder Stacheln versehene Schwänze besitzen unter den Fischen die Trygoniden, Myliobatiden, viele Selachioideen und *Acanthurus chirurgus*, unter den Reptilien manche Emydosaurier, gewisse Leguane (z. B. *Iguana tuberculata*), *Zonurus giganteus*, viele Warane, gewisse Stachelskinke (*Egernia*), *Tupinambis teguixin*, *Zameis hippocrepis*, *Chlamydosaurus kingi* und *Uromastix*.

Laterale, elektrische Schwanzorgane besitzen gewisse Rajiden, die Mormyriden, *Malapterurus electricus* und *Electrophorus electricus*. Unter den Säugetieren findet sich Schwanzschlagen bei Sirenia, Cetacea, *Manidae*, *Orycteropus* und *Erethizon*. Primär der Abwehr dienende Schwänze können sekundär auch zum Beuterwerb Verwendung finden (Erschlagen, Umschlingen, z. B. bei Krokodilen, bzw. Schlangen).

Insektenabwehr mit Hilfe des Schwanzes ist weit verbreitet bei Ungulaten; bei ihnen (speziell bei Equiden und Boviden) sind die Schwanzhaare oft verlängert oder quastenartig ausgebildet. Insektenabwehrende Schwanzbewegungen zeigen Schlagcharakter mit gewisser Zielsicherheit. Bei zunehmender Wärme, d. h. bei zunehmendem Insektenbefall werden die Bewegungen intensiver (beim Pferd im Sommer durchschnittlich bis 50 Abwehrschläge pro $\frac{1}{2}$ Minute). Insektenabwehrbewegungen werden oft begleitet von Stampfen mit den Hinterextremitäten, von Hautmuskelkontraktionen auf der Kruppe und an den Flanken und von Ohrmuschelbewegungen.

Es lassen sich grob zwei Typen unterscheiden:

1. Huftiere, die sehr oft auch vertikale Schläge gegen die Genital- und Bauchzone ausführen (Pferd, Zebra, Esel, Giraffe);
2. Huftiere, die solche Bewegungen (auch bei starkem Kitzelreiz, äusserst selten oder nie zeigen (Rind, Zwergzebu, Damhirsch, Bison, Nilgauantilope).

Eine merkwürdige Beobachtung machte ich an Freiburger Pferden. Über Mittag entzogen sie sich der direkten Sonnenbestrahlung und stellten sich gruppenweise irgendwo in den Schatten, aber stets so, dass das eine Individuum von den Schwanzbewegungen des anderen möglichst viel „profitieren“ konnte; sie streckten ihre Köpfe, wenn möglich, in den Aktionsbereich des Schwanzes eines Artgenossen und liessen sich Fliegen wegjagen; gleiches Verhalten sah ich bei einem *Dama dama* ♂.

11. Brutpflege.

Phyllopteryx zeigt Haut-Incubation der Eier an der Ventralseite des Schwanzes im ♂ Geschlecht; Schwanzbeutel-Incubation findet sich auch bei den ♂♂ von *Syngnathus* und *Hippocampus*. Über *Plethodon oregonensis* und *Chiroptera* siehe Kapitel B 3.

Die Jungen von *Didelphys* werden auf dem Rücken getragen und klammern sich mit ihren Schwänzen am mütterlichen Schwanz fest. Ähnliches beobachtete ich an einem *Cercopithecus callitrichus*: das am Bauch getragene Junge streckte seinen Schwanz zwischen den Hinterextremitäten der Mutter durch und wickelte ihn um die Basis des mütterlichen Schwanzes. Bei gewissen Soriciden (*Crocidura leucodon*, *Sorex araneus*) folgen sich Mutter und Junge in Einerkolonne, indem sie sich gegenseitig an den Schwänzen festhalten (BOURLIERE 1951, p. 138). *Papio papio* ♀♀ tragen ihre Jungen oft auf dem Rücken; sobald das Junge aufsitzt, trägt die Mutter ihren Schwanz zur Sicherung erhoben (Fig. 7). Die Jungen sitzen dann gewöhnlich möglichst weit hinten bei der Schwanzwurzel. Erklettert das Junge die Halsgegend der Mutter, bleibt das Emporrichten des Schwanzes meist aus oder ist nur schwach zu erkennen.

Anhang.

Andere Bedeutungen des Schwanzes (z. B. Angriffs- und Fressobjekt, Ersatzzitze, Spielobjekt, Schwanzputzen) und einige interessante phylogenetisch-morphologische Fakten (Variabilität der Schwanzlänge, sekundäres Geschlechtsmerkmal, Domestikationseinflüsse, Drüsen, „Rattenkönige“) werden, da wir uns hier auf Funktionen i. e. S. beschränken, in diesem Zusammenhang nicht behandelt. Immerhin sei hier auf eine kurze Mitteilung des Verfassers über einen intra-uterin entstandenen „Rattenkönig“ hingewiesen (1953b), sowie auf die „Betrachtungen zur Morphologie des Wirbeltierschwanzes“ (1954).

C. VEGETATIVE UND ANIMALISCHE SCHWANZFUNKTIONEN

Unter vegetativen Funktionen verstehen wir solche der Ernährung in weitem Sinne, des Energieumsatzes und der Fortpflanzung (Wärmeregulation, Fettspeicher), unter animalischen Funktionen solche der Bewegung und Empfindung (Tastorgan).

1. Akzessorische Wärmeregulation.

Kälteschutz.

Bei vielen Ungulaten und gewissen Carnivoren lässt sich beobachten, dass sie bei kühlem Wetter den Schwanz maximal ein-

gezogen tragen, um die Afterzone vor zu starker Abkühlung zu schützen. Erwähnenswert sind ferner die Winterschlaf-, Schlaf- und Ruhestellungen verschiedenster Säuger, die ihren Schwanz um den Körper oder um Körperteile wickeln (*Jaculidae*, *Sicista betulina*, *Myoxidae*). Ähnlich (mit individuellen Variationen) verhalten sich Lemuren und Saimiris, im Gegensatz etwa zu den Cercopitheciden, die ihre Schwänze meist einfach auf den Boden legen. Auch andere Säuger bedecken sich während des Schlafes mit dem eigenen Schwanz (*Myrmecophaga*, *Ateles*, *Ailurus fulgens* und nach MOHR 1929, p. 99, *Epimys rattus*).

Wärmeschutz.

Beobachtungen an *Equus burchelli bohmi* während eines ganzen Jahres ergaben die Temperaturabhängigkeit verschiedener Schwanzhaltungen und -bewegungen. Die vier wärmeregulatorischen Schwanzverhaltensmodi sind in Fig. 8 dargestellt:

1. Kälteschutz: Schwanz maximal eingezogen; bis ca. 9° C. Schattentemperatur.

2. Kälteschutz: Schwanz weniger stark eingezogen; Basis aber satt an den Körper angelegt; bis ca. 16° C.; hie und da, aber selten, Insektenabwehrbewegungen.

3. Wärmeschutz: Schwanz ruhig hängend; Basis gelockert; bis ca. 30° C.; Insektenabwehrbewegungen häufig.

4. Wärmeschutz: ab ca. 30° C. Beginn rhythmischer Schwanzpendelbewegungen; mit steigender Temperatur immer häufiger zu beobachten; häufig unterbrochen durch insektenabwehrende Schlagbewegungen. Die Intensität der rhythmischen Bewegungen ist stets die gleiche (ca. 2 Ausschläge pro sec.); sie nimmt nicht zu mit steigender Temperatur; es wird lediglich öfters und mit weniger Unterbrüchen gependelt, je wärmer es ist.

Die an der 5-köpfigen Zebragruppe des Basler Zoo gewonnenen Zahlen dürfen nicht ohne weiteres auf andere Arten übertragen werden; erstens bestehen innerhalb der gleichen Art erhebliche individuelle Abweichungen (unsere Zahlen sind Mittelwerte), zweitens konnte ich im Pariser Zoo beobachten, dass Grant- und Chapman-Zebras bereits rhythmische Schwanzbewegungen zeigten, während ein benachbartes Grevy-Zebra nur die Schwanzbasis erhob und nicht pendelte.

Ähnliche Beobachtungen zufälliger Art deuten darauf hin, dass diese wärmeregulatorischen Schwanzverhaltensmodi auch anderen langschwänzigen Grosshufttieren zukommen (z. B. Bison, Wisent,

Kamel, Dromedar, Elefant). Rhythmische Schwanzbewegungen bei Säugetieren scheinen ganz allgemein wärmeregulatorischen Charakter zu besitzen. BENEDICT und LEE (1938) haben auf die metronomartigen Schwanzbewegungen der Elefanten aufmerksam gemacht. Wie weit solche Bewegungen Ausdruck eines psychischen Gleichgewichtszustandes sind, oder in welchem Masse ihr rhythmischer Ablauf durch Umwelteinflüsse (z. B. Zoo-, Zirkus-Milieu) bestimmt wird, lässt sich heute, zumal, da diesbezügliche Beobachtungen aus freier Natur fehlen, noch nicht sagen. Immerhin lassen meine Beobachtungen an 5 indischen und 3 afrikanischen Elefanten (Basel, Paris) folgende Schlüsse zu:

1. Rhythmische Pendelbewegungen kommen als wärmeregulatorische Mechanismen bei vielen Huftieren vor; sie sind auf Elefanten nicht beschränkt.
2. Rhythmische Bewegungen bleiben bei kühlerem Wetter auch bei Elefanten aus und werden konstanter (d. h. weniger oft unterbrochen) mit zunehmend wärmerem Wetter.
3. Die Konstanz rhythmischer Schwanzbewegungen ist auch bei Elefanten individuell äusserst variabel und abhängig von äusseren Situationen (Unterbruch bei Futterdarbietung).
4. Schläge auf die Kruppe und vertikal gegen die Genitalzone bei Insektenbefall sind auch bei Elefanten häufig zu beobachten.

2. *Tastorgan.*

Der Schwanzhaut bei Wirbeltieren im allgemeinen, dem Lateralissystem als „Ferntastorgan“ der Schwanzzone bei Fischen und Wasseramphibien im besonderen kommt auf Grund der Sensibilität eine gewisse Bedeutung für die Orientierung im Raume zu. Ein besonders intensives Tastvermögen besitzen die eigentlichen Greifschwänzer (*Hippocampus*, *Alouatta*, *Lagothrix*, *Ateles*).

3. *Fettspeicher.*

Einlagerung von Fett zwischen Wirbelsäule und Epidermis des Schwanzes zeigen: *Alligator mississippiensis*, *Osteolaemus tetraspis*, *Nephrurus*, *Gymnodactylus milli*, *Oedura*, *Uromastix*, *Anguis fragilis*, *Heloderma*, *Trachysaurus*, *Lygosoma fasciolatum*, *L. monotropis* (SCHNEIDER 1941 und 1942); *Dromicia nana*, *Pachyuromys*, *Attililemur*, *Cheirogaleus*, *Microcebus* (SCHNEIDER 1941).

Bei domestizierten Schafen kommen sowohl Fettsteissigkeit als auch Fettschwänzigkeit vor (HILZHEIMER 1926, p. 185).

Der Schwanz als lokale Ablagerungsstätte für Fett kann bei Winter- resp. Sommerschläfern als Nahrungsdepôt und bei Steppen- und Wüstentieren als Wasserreservoir in Erscheinung treten (STROHL 1929).

D. PSYCHISCHE SCHWANZFUNKTIONEN

I. DER SCHWANZ ALS AUSDRUCKSORGAN

Wir verstehen unter Ausdruck alle Manifestationen innerer Zustände des Tieres, also nicht nur interindividuelle und interspezifische Beziehungen stiftende Erscheinungen. Schwanzhaltungen und -bewegungen können Ausdruck eines momentanen psychischen Zustandes sein; in Gruppen, bei denen der Schwanz zu den typischen Organen gehört, nimmt dessen Bedeutung als spontanes Ausdrucksorgan mit steigender Differenzierungshöhe zu. Wenn von der Ausdrucksfunktion des Schwanzes die Rede ist, so ist damit nur ein Teil einer Verhaltensweise beschrieben, die dem Tier als Ganzem zukommt.

Rhythmische Schwanzbewegungen haben, wie wir gesehen haben, meist wärmeregulatorischen Charakter (nicht psychischen). Beobachtungen an rund 200 Pferden in der Eidg. Militärpferdeanstalt in Bern ergaben denn auch das völlige Fehlen rhythmischer Schwanzbewegungen bei niederen Temperaturen (Stalltemp. 10—12° C.). Spontane Erregungsäusserungen bei völlig wachen, stehenden Tieren zeigten sich in einem Erheben der Schwanzbasis in horizontale Lage (in Abständen von 5—295 sec.): Der Schwanz wird rasch erhoben, bleibt mehr oder weniger lang in dieser Stellung (2—48 sec.) und sinkt dann langsam wieder ab. Äussere Einflüsse können dieses Schwanzbasiserheben intensivieren. Namentlich einige Minuten und Sekunden vor der Haferfütterung werden die Tiere aufgeregter, stampfen mit den Hinterextremitäten, wiehern und zeigen die Ausdrucksbewegungen des Schwanzes in rascherer Folge (alle 1—12 sec.: $\frac{1}{2}$ —3 sec. erhoben); bisweilen kann es zu vertikalen Schlagbewegungen kommen. Statistisch konnte durch genaue Eruiierung der Dauer des Schwanzerhebens bei 26 Individuen verschiedenen Alters und Geschlechtes ermittelt werden, dass das Schwanzerheben bei Defäkieren und Urinieren (durchschnittlich 36 sec. dauernd) und beim Gasen (durchschnittlich 9 sec. dauernd) sich seiner viel engeren individuellen Variabilität wegen von den spontanen Erregungsäusserungen absondert.



FIG. 7-10.

7. *Papio papio* ♀ trägt sein Junges auf dem Rücken und erhebt den Schwanz zur Sicherung.

8. Wärmeregulatorische Schwanzhaltungen und -bewegungen beim Zebra:

- 1) stark eingezogen;
- 2) schwach eingezogen;
- 3) hängend, Basis locker;
- 4) rhythmische Bewegungen.

9. Schwanzverhalten brünftiger weisser Ratten:

- ♀: oben: von der Seite; Schwanzbasis gehoben;
 unten: von oben; Schwanz zur Seite gedrückt;
 ♂: oben: Schwanztrillern während der Begattung; von der Seite;
 unten: von oben; Schwanz gerade ausgestreckt.

10. Zonen extremer Sensibilität am Analpol des Pferdes: Circumcaudale Zone um die Schwanzwurzel bei ♂ und ♀ und Flankenzone beim ♀.

1. *Vitales Bewegungsbedürfnis.*

Bei Huf- und Raubtieren können vertikale oder horizontale Schwanzbewegungen als Ausdruck des vitalen Bewegungsbedürfnisses auftreten, 1. im Zusammenhang mit dem „Streckbedürfnis“ bei Adulten und Jungen, 2. als Entladung überschüssiger Energien bei Jungtieren (in Verbindung mit anderen extravaganten Bewegungen: Umherrennen, Sprünge, Ausschlagen mit den Hinterextremitäten).

2. *Schwanzhaltungen während der Defäkation und der Miktion.*

Der Verhinderung des Sichselbst-Beschmutzens während der Kot- und Urinabgabe dienen bei Vögeln und Säugern das Einnehmen besonderer Körperstellungen (Hocke, Spreizen der Hinterextremitäten), das Aufrichten des Schwanzes und das Vorstülpen der Kloaken- resp. Enddarmschleimhaut. Auch bei kleineren Säugern (z. B. Mäusen) lässt sich während der Kotabgabe ein leichtes Erheben der Schwanzbasis beobachten; am auffälligsten tritt es aber bei Ungulaten und gewissen Carnivoren in Erscheinung, bei denen der Schwanz die Anal-Genital-Zone bedeckt. Oft werden Defäkation und Miktion durch vertikale, einige Sekunden andauernde Schwanzbewegungen eingeleitet (*Camelus bactrianus*); seitliche Bewegungen sah ich bei *Canis lupus*. Im Anschluss an das Koten und Urinieren bleibt der Schwanz meist noch einige Sekunden erhoben und sinkt dann langsam, nie rasch, sofern keine Störungen erfolgen, wieder ab. Defäzierende und urinierende Huf- und Raubtiere (auch ♂♂, bei denen eine Beschmutzung des Schwanzes bei der Miktion weniger möglich wäre) erheben durchwegs ihren Schwanz mehr oder weniger. Ausnahmen, d. h. Koten und Urinieren mit hängendem oder sogar angepresstem Schwanz (letzteres sah ich bei *Pseudaxis sika* und *Dama dama*) können wohl individuell auftreten, sind aber stets Ausdruck eines scheuen, zur Flucht bereiten Tieres. Schwanzerektion tritt während der Defäkation und der Miktion nicht unbedingt automatisch auf, sondern kann in bestimmten Situationen willkürlich unterdrückt werden.

Nach HEDIGER (1934 a, p. 29) streckt *Didelphys* während des Kotens normalerweise den Schwanz parallel zur Unterlage aus; bei Verstopfung aber wird er ventral eingekrümmt.

3. Schwanzgestik bei Huftiersäuglingen.

Schwanzhaltungen und -bewegungen bei Huftiersäuglingen (*Ungulata*) werden nur dann als im Zusammenhang mit dem Saugakt stehend gedeutet, wenn sie situationsbedingt sind, d. h. vor oder nach der nutritiven Triebphase nicht vorkommen. Wir unterteilen die nutritive Triebphase wie folgt:

1. Streben nach Nahrung: Phase I: Aufsuchen der Zitze.
Phase II: Auffinden der Zitze.
2. Nahrungsaufnahme: Phase III: Saugen i.e.S. (Milchfluss).

Suidae. Bei Hausschweinfernkeln wird die Erregung (Phasen I—III) durch starke Aufringelung des Schwanzes dokumentiert (Steigerung der Erregung durch den steten Kampf um die mütterlichen Zitzen). 10-tägige saugende Ferkel von *Sus scrofa* zeigen ebenfalls keine Schwanzbewegungen; der Schwanz wird gehoben (SKW 30—140°), in Phasen I und II stets stärker als in III. Die Vergrößerung des SKW läuft parallel mit der sich steigernden Erregung; dies gilt auch für andere Situationen.

Hippopotamidae. Zweimal konnte ich einen saugenden *Choeropsis liberiensis* (im Alter von 2,5 und 5,5 Monaten) beobachten: stets blieb der Schwanz in allen 3 Phasen regungslos.

Camelidae. Junge von *Camelus bactrianus* (1,3, 3½, 4, 6 Monate alt) zeigten keine oder nur leichte Pendelbewegungen (BW 110—130°), die aber auch sonst häufig auftraten. Die mit dem Nahrungsbedürfnis verbundene Erregung äusserte sich in einem leichten Abheben der Schwanzbasis (BKW 70°) vom Körper. Ein *Camelus dromedarius* zeigte während der Phase I die Schwanzbasis leicht, während II und III den ganzen Schwanz (bis SKW 80°) erhoben (keine Bewegungen). *Lama glama* zeigt insofern eine Intensivierung des Ausdrucks, als der ganze Schwanz in Phasen I—III nach oben geschlagen wird. 8-tägige Individuen zeigten in Phase II oft, aber nicht obligatorisch, seitliche Bewegungen, die in III fast regelmässig gestoppt wurden. Ähnlich verhält sich *Lama vicugna*: ein 3 Wochen altes Individuum zeigte in Phase II den Schwanz erhoben (SKW ca. 90°), in Phase III meist wieder hängend, jedoch die Basis noch leicht erhoben (keine Bewegungen).

Cervidae. 1-25-tägige *Dama dama* zeigten in Phasen I und II keine Bewegungen, gewisse Individuen aber leichte, ruckartige Vertikalbewegungen (SKW bis 95°). Solche Bewegungen können auch in Phase III auftreten; meist aber wird der Schwanz gehoben (SKW 90—180°) und bleibt regungslos. Nach dem Saugen bleibt der Schwanz noch mehrere Sekunden aufgerichtet, und die unbedeckte Afterzone wird von der Mutter beleckt. Ein 1-jähriges saugendes ♀ zeigte ebenfalls Erektion des Schwanzes. Bei einem 3—4 Wochen alten *Pseudaxis hortulorum* war Phase I meist charakterisiert durch leichte, vertikale oder seit-

liche Bewegungen (im letzteren Fall SKW 45°), die aber auch nicht unbedingt auftreten mussten. Ein 3—4 Wochen alter *Cervus elaphus* trug beim Saugen (Phasen I—III) seinen Schwanz ebenfalls bewegungslos erhoben (SKW meist ca. 140°). Ein junger *Pseudaxis sika* trug seinen Schwanz bewegungslos und leicht erhoben (SKW 40—80°). Ein 2-3-tägiger *Hyelaphus porcinus* zeigte ebenfalls keine Bewegungen. Phase I war meist charakterisiert durch das erhobene Schwänzchen (SKW 150°); während II und III zog er den Schwanz ein und erhob ihn nur während des Leckens durch die Mutter.

Bovidae. Junge von *Boselaphus tragocamelus* zeigen in Phasen I und II hastige, seitliche Bewegungen des Schwanzes (ca. 3 Ausschläge pro sec.); in III wird der Schwanz meist ruhig hängen gelassen. *Antilope cervicapra* scheint von der Regel abzuweichen: Vier 2—4 Wochen alte Junge zeigten in Phasen I—III keine Bewegungen. Dasselbe gilt für *Poëphagus grunniens* und *Connochaetes albojubatus*, nur dass letzterer den Schwanz beim Saugen leicht erhebt (Phasen I und II: SKW ca. 70°; Phase III: SKW ca. 30°). Deutlich zeigten ca. 4 Wochen alte *Ovis musimon* — Junge in allen 3 Phasen intensive, horizontale Bewegungen (bisweilen senkrecht Aufrichten des Schwanzes). Vertikales und seitliches, heftiges Schütteln der Schwänze beobachtete ich bei 5-8-tägigen *Ovis strepsiceros* in allen 3 Phasen (Schwanz in der Basis gehoben; SKW 50—90°; BW ca. 60°). In Phase III kommen häufig Unterbrüche im Schütteln vor. Dasselbe gilt allgemein für Hausschafe. Ein 5-tägiger *Ammotragus lervia* zeigte in allen 3 Phasen rasche, seitliche Bewegungen. Bei Jungen von *Capra hircus nanus* wird der Schwanz meist senkrecht emporgerichtet und heftig seitlich hin und her bewegt (SKW 180°, seltener 90°). Bei Walliserziegen (*Capra hircus*) beobachtete ich in Phase I vertikale, aber auch (besonders in III) seitliche Bewegungen (starke individuelle Variation). Seitliche Schwirrbewegungen in I und II zeigte auch ein 2 Wochen alter *Hemitragus jemlahicus*. Ein 3 Wochen alter Bison bewegte in Phase I bei leicht gehobener Basis (SKW 45°) den Schwanz mässig in seitlicher Richtung.

Equidae. Beobachtungen an *Equus burchelli böhmi*, *Equus asinus sardinicus* und Freiburger Hauspferden ergaben, dass der Schwanz in allen 3 Phasen völlig ruhig hängen gelassen, bisweilen sogar eng an den Körper angepresst wird.

Allgemein stellen wir fest, dass die Regelmässigkeit und Präzision der Schwanzgestik mit dem Älterwerden abnehmen; je jünger der Säugling ist, umso präziser treten die arttypischen Schwanzhaltungen und -bewegungen in Erscheinung; sie werden später z. T. leicht verändert oder zeigen Ausfallerscheinungen. Als durchgehende Regel kann folgendes gelten: Wo die Erregung in bestimmten, charakteristischen Schwanzhaltungen und -bewegungen Ausdruck findet, tritt sie besonders während des Aufsuchens und

Auffindens der Zitze in Erscheinung; während des eigentlichen Saugens jedoch sinkt die Erregung fast überall in beträchtlichem Masse; in Phase III ist das Ziel (wenn auch nur für kurze Zeit) erreicht, und die Erregungsimpulse klingen ab.

Anhang: *Candidae*. Beobachtungen an Jungen von *Canis lupus* zeigen die parallele Erscheinung bei Raubtieren: Phasen I und II: eifrige Schwanzbewegungen; Phase III: keine Bewegungen.

4. Sexuelle Reaktionen.

Schwanzflossenfächerung, -schlagen und -zittern kommen im Balzverhalten mancher Fisch ♂♂ vor. (SEITZ 1940, BAERENDS und BAERENDS-VAN ROON 1950).

Schlagen, Wellen- und Zitterbewegungen des Schwanzes als Begattungsvorspiele sind ebenfalls bei den Urodelen ♂♂ allgemein üblich (siehe dazu TINBERGEN und TER PELKWIJK 1938), ferner bei vielen Reptilien (Panzerechsen, Echsen, Schlangen).

Im Balzverhalten der Vögel spielen die Schwanzfedern eine wesentliche Rolle; gefächert oder aufgerichtet dienen sie ganz allgemein der Oberflächenvergrößerung (massigere Erscheinung) und damit einer maximalen optischen Demonstration seitens der ♂♂. Schwanzaufrichten und andere sexuelle Erregungen lassen sich auch im Balzverhalten der ♀♀ Tiere beobachten, was ich (1950) am Beispiel der Lachtaube (*Streptopelia risoria*) beschrieben habe.

Im Schwanzverhalten brünftiger weisser Ratten zeigt sich ein deutlicher Geschlechtsunterschied: Das brünftige ♀ erhebt seinen Schwanz in der Basis und drückt ihn meist etwas seitlich (vor, während und eine Zeitlang nach der Begattung); das brünftige ♂ hingegen zeigt im Momente der Begattung eine Schwanzversteifung mit gleichzeitiger, rascher, wellenförmiger Bewegung, die auf hartem Boden als schwaches „Trillern“ zu hören ist (Fig. 9).

Im Balzverhalten des *Oryctolagus cuniculus* ♂ wird der Schwanz nach oben umgeklappt (SOUTHERNS 1948).

Bei Feliden kommt es vor der Begattung bei ♀ und ♂ lediglich zu leichten Bewegungen des Schwanzendes. Während der Begattung erhebt das ♀ seine Schwanzbasis etwas; das ♂ stützt sich mit dem Schwanz meist auf den Boden.

Der Schwanz brünftiger Affen ♀♀ (Cebiden, Cercopitheciden) wird vor und während der Begattung mehr oder weniger erhoben

getragen (vor der Begattung = Darbietung der Genitalzone als Aufforderung zur Begattung; während der Begattung = damit sie überhaupt vollzogen werden kann).

Das Schwanzverhalten brünftiger Affen ♂♂ ist sehr verschieden: *Papio*-Arten zeigen m. W. keine besonderen Reaktionen. Meerkatzen-, Mangaben- und Makakenartige richten gewöhnlich den Schwanz senkrecht in die Höhe (oft sogar bogenförmig nach vorn).

Das Sexualverhalten gliedert sich hier, wie ich bei *Cercopithecus leucampyx* eingehender beobachten konnte, in drei Phasen:

1. Vorphase (Balz) mit erhobenem Schwanz (=psychische Schwanzfunktion).
2. Begattung nach plötzlichem Niederschlagen des Schwanzes (= mechanische Schwanzfunktion; Stütze).
3. Nachphase mit erhobenem Schwanz (= psychische Schwanzfunktion).

Ähnliches kann man bei Huftieren beobachten: ein *Dama dama* ♂ z. B. treibt seine ♀♀ mit erigiertem Penis und senkrecht aufgestelltem, bisweilen auf den Rücken umgeklapptem, selten auch vertikal schlagendem Schwanz. Die Begattung hingegen vollzieht er mit mehr oder weniger satt angezogenem Schwanz. Gleiches Verhalten beobachtete ich bei Antilopen (*Antilope cervicapra*, *Boselaphus tragocamelus*).

Allgemein kann gesagt werden, dass die Schwanzhaltung im Fortpflanzungsverhalten mancher Huftiere (Antilopen, Hirsche) in zunehmendem dem Masse (SKW 0—270°) die sexuelle Erregung dokumentiert, und dass der Schwanz dabei meist völlig ruhig gehalten wird. Jede Ablenkung vom ♀ hat ein Absinken des Schwanzes zur Folge.

Equiden ♂♂ erheben vor und während der Begattung den Schwanz gewöhnlich nur leicht in der Basis, bisweilen auch den ganzen Schwanz, nie aber über 90° SKW. Berührung der Kruppe und der Anal-Genital-Zone hat bei ♂ und ♀ sofortiges Einklemmen des Schwanzes zur Folge. Nach Möglichkeit geht das Pferd einige Schritte vorwärts oder weicht seitlich aus.

♀♀ sind auf solche Reize viel empfindlicher als ♂♂.

Rasches Schwanzeinklemmen erfolgt nicht nur bei Berührung unbehaarter Hautstellen (After-Genital-Zone), sondern auch ebenso intensiv bei Berührung der circumcaudalen Kruppenzone (eine

ca. 10 cm im Durchmesser aufweisende Region um die Schwanzwurzel). Diese Zone ist eine derjenigen Stellen, die berochen wird, wenn zwei Artgenossen sich begegnen (Fig. 10). Eine weitere, beim ♀ Pferd äusserst empfindliche Stelle ist das hintere Flanken-gebiet, dessen Berührung ebenfalls Einklemmen des Schwanzes und meist Ausschlagen mit den Hinterextremitäten zur Folge hat. Diese sensible Zone ist diejenige Stelle, die von den Vorderextremitäten des aufreitenden Hengstes berührt wird (Fig. 10).

Bei Fütterung wird die Schwanzbasis leicht gehoben. Die Aufmerksamkeit des Pferdes konzentriert sich ganz auf das Futter. Kitzeln am Euter bewirkt Ausschlagen mit den Hinterextremitäten und Schwanzschlagen bei gehobener Schwanzbasis (= Insektenabwehr ohne sexuellen Charakter, darum Schwanz gehoben).

5. Zur Terminologie der Begriffe Abwehr, Drohung und Warnung.

HUXLEY [1939, gestützt auf HINGSTON (1933)], und MERTENS (1946) haben zwischen Droh- und Warnmerkmalen unterschieden; eine Drohung soll sich gegen Individuen der gleichen Art, eine Warnung aber gegen Individuen einer anderen Tierart richten. Diese Einteilung führt in wissenschaftlichen und populären Veröffentlichungen zu Unklarheiten, weil der Begriff „Warnung“ vollständig umgedeutet erscheint. Ich finde es zweckmässig, einer anderen, einfacheren Einteilung zu folgen, die die Begriffe in ihrer ursprünglichen Bedeutung beibehält, sie aber zu präzisieren versucht.

Unter Warnung verstehen wir eine Alarmierung von Artgenossen (oder auch von artfremden Tieren) vor einem Feind. Die Warnung hat mit der Abwehrsituation grundsätzlich nichts zu tun.

Drohung hingegen, gleichgültig, ob sie sich gegen artgleiche oder artfremde Tiere richtet, stellt eine Form der mannigfaltigen Abwehrreaktionen dar. Diese dienen der Vermeidung eines Kampfes.

Eine gerichtete Abwehrreaktion kann zugleich die Bedeutung eines ungerichteten Warnens erhalten, wenn Artgenossen (oder andere Tierarten) dadurch auf den Feind aufmerksam werden. Das Primäre aber ist hier immer das gerichtete Abwehrverhalten. Missachtet der Gegner solche Abwehrreaktionen, kann es zu ganz

verschiedenen Verhaltensweisen kommen, z. B. zum Angriff im Anschluss an eine Drohung oder eine Territoriummarkierung oder zur Flucht im Anschluss an eine Inferioritätsreaktion.

Gerichtete Warnungen, vollzogen durch besondere Ausdrucksweisen (z. B. Locktöne Mutter-Kind), haben stets „freundschaftlichen“, niemals „feindlichen“ — oder Rivalencharakter.

Zusammenfassend ergibt sich:

1. **Abwehr**: stets gerichtet gegen Artgenossen oder gegen artfremde Feinde:

- a) Drohung;
- b) Inferioritätsreaktion;
- c) Territoriummarkierung;
- d) Schwanzschütteln als Übersprungbewegung;
- e) z. T. Schwanzautotomie und Schwanzhautverlust.

2. **Warnung** (= Alarmierung):

entweder gerichtet an Artgenossen vor einem Feind (z. B. Locktöne) oder ungerichtet, d. h. unabsichtlich als sekundäre Bedeutung des Abwehrverhaltens.

6. *Drohreaktionen.*

Drohung ist eine der Möglichkeiten psychischer Abwehr. Schwanzbewegungen als Drohreaktion sind besonders bei Amphibien und Reptilien weit verbreitet; sie können als Symbole für richtige Schwanzschläge aufgefasst werden und gehen diesen oft voraus, wie es MERTENS (1942, p. 42) für die Varaniden beschreibt. Aufrichten, peitschenartige oder vibrierende, geräuschlose oder geräuschvolle Bewegungen der Schwanzenden als Drohreaktionen sind bei vielen Emydosaurier- und Squamaten-Arten zu beobachten (MERTENS 1946). Der psychologische Vergleich solcher Haltungen und Bewegungen, die sich z. T. auch akustisch äussern (Klapperschlange) einerseits und Beobachtungen des individuellen Verhaltens andererseits zeigen deutlich, dass wir es hier mit ausgesprochenen Abwehrreaktionen zu tun haben. Die Klapperschlange z. B. nimmt während des Klapperns eine typische Abwehrstellung ein und beisst sofort zu, wenn sich der Feind nicht abschrecken lässt.

Im Drohverhalten der Vögel (Erzeugung einer wirksamen, ungewöhnlichen Erscheinung) kommt es zum Aufrichten und

Fächern des Schwanzes sowie zu Vertikalbewegungen als Zeichen der Erregung.

In Analogie zum Rasseln der Klapperschlangen steht das Schwanzrasseln bei *Hystrix*; auch hier bildet der Schwanz eine sehr wirksame akustische Waffe. Es steht vorläufig noch nicht fest, ob die akustischen Signale, die *Castor fiber* und *Fiber zibethicus* durch Aufklatschen des Schwanzes auf die Wasseroberfläche erzeugen, ebenfalls territorialen Abwehrcharakter besitzen. Exakte Beobachtungen, auf Grund derer man dieses Klatschen als Ausdruck bezeichnen könnte (als akustische Territoriummarkierung mit Abwehrcharakter, wie wir (1950 a und 1952) sie z. B. für den aggressiven Schrei des Murmeltiers beschrieben haben), fehlen aber meines Wissens vollständig.

Schlangenbewegungen des Schwanzes als Droh- (d. h. Schreck-)mittel beschreibt HEDIGER (1934 a, p. 32) bei *Didelphys paraguayensis*. Ähnliches berichtet HILZHEIMER (1913, p. 653) von *Mephitis*. Huftiere erheben ihren Schwanz im allgemeinen leicht in der Basis, bevor sie zum Angriff übergehen. Knurrende und zum Angriff bereite Feliden richten den hinteren Teil des Mittelstückes und das Ende ebenfalls etwas aufwärts; dabei können, im Gegensatz zu den Caniden, seitliche Bewegungen des ganzen Schwanzes beobachtet werden.

7. Inferioritätsreaktionen.

Inferioritätsreaktionen haben passiven Abwehrcharakter; sie dienen dazu, dem sozial überlegenen (superioren) Artgenossen (oder auch einem Feinde) die Unterlegenheit zum vorne herein zu demonstrieren; solche Szenen enden deshalb meist kampfflos. Ich hatte im Pariser Zoo Gelegenheit, eine ca. 60-köpfige *Papio papio*-Herde zu untersuchen. Über das Analverhalten und die Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus weiblicher Cynocephalen ist (1953) an dieser Stelle berichtet worden. Ergänzend sei beigelegt:

Die normale, d. h. sozial indifferente Schwanztragart ist in Fig. 11 wiedergegeben: Schwanzbasis waagrecht gehoben, Mittelstück und Ende mehr oder weniger hängen gelassen. Diese Tragart ist Artmerkmal und kommt ♂♂ und ♀♀ zu, nicht etwa nur dem ♀, bei dem während der Brunftzeit die Genitalpartie aufschwellt und

den Raum zwischen Körper und Schwanz ausfüllt. Dass der Schwanz stets auf diese Weise getragen wird, erkennt man auch an der leichten Knickung, die der hängende Schwanz älterer Tiere zeigt (Fig. 11).

Begegnet ein sozial tiefer stehendes (inferiores) Tier (♂ oder ♀) einem superioren, und will es dabei einen Kampf vermeiden, so bietet es seine Anal-Genital-Zone dar.

Ranghöchste Tiere zeigen keine besondere Schwanzhaltung; ihre positiven Ausdruckerscheinungen konzentrieren sich auf den Kopf: direkter, „furchtloser“ Blick, Mundaufsperrn und Zähnefletschen als Zeichen der Superiorität.

Inferioritätsreaktion und Angriffslust können miteinander gekoppelt sein oder sich zum mindesten in rascher Folge ablösen, etwa dann, wenn ein Individuum ein inferiores verfolgt, dabei aber von einem superioren „scharf“ angeschaut wird. Es verfolgt dann seinen Gegner weiter, kehrt aber dem superioren Tier stets den Hinterteil zu. Dies ist besonders dann häufig zu beobachten, wenn die soziale Stellung ausgemacht wird; namentlich die jüngeren ♂♂ versuchen immer wieder, den alten den Rang streitig zu machen. In solchen Fällen kann ein Tier gleichzeitig Zeichen der Inferiorität (Emporheben des Schwanzes und Darbietung der Anal-Genital-Zone) und der Superiorität (nach rückwärts Blicken, Zähnefletschen, Brüllen) gegen einen Artgenossen richten und dessen Reaktion abwarten. Auf diese „neutrale“ Weise wird stets versucht, auf der sozialen Stufenleiter zu steigen.

Das Hochhalten des Schwanzes kann bei *Papio* auch während der sozialen Körperpflege (Entfernung von Hautschüppchen) beobachtet werden. Hier wird das Aufrichten des Schwanzes gleichsam zur freundschaftlichen Gebärde, die auch die superioren Tiere zeigen, wenn sie „gelaust“ sein wollen.

„Lausen“ und „Gelaustwerden“ sind nicht Ausdruck einer sozialen Stellung, denn oft werden auch Felle inferiorer Tiere von superioren durchsucht; das superiore nähert sich in diesem Fall dem inferioren, indem es laute Schmatztöne von sich gibt, was Aufforderung zum Hinhalten zwecks „Lausen“ oder Begattung, resp. Begattetwerden bedeutet.

Begattungswillige ♀♀ drücken bei Aufforderung durch das ♂ den Schwanz leicht zur Seite (Fig. 11). Auf kleinem Raum gehaltene Paviane zeigen oft psychopathische Formen der Inferioritätsreaktion (Fortspringen so weit als möglich, Schreien, Schwanz in die Höhe werfen, bisweilen Abliegen und Anal-Genital-Zone Frei-

legen; darauf folgt gewöhnlich eine Art Erschöpfungszustand). Die Erregung klingt ab, und das superiore Tier ist befriedigt, weil bis zur nächsten Attacke der „Comment“ gewahrt ist. Inferioritätsreaktionen können wegfallen in Situationen sozialer Einigkeit (bei Abwehr einer Gefahr, Flucht usw.).



FIG. 11.

Schwanzhaltungen bei *Papio papio*:

1. Altes ♂ mit geknicktem Schwanz;
2. Normale, d. h. sozial indifferente Schwanztragart;
3. Stummelschwänziges Tier;
4. Erheben des Mittelstücks und des Endes bis SKW 45° als Vorbereitung zu einer Inferioritätsreaktion;
5. Variation der Inferioritätsgebärde;
- 6.-7. Schwanzaufrichten und -ablegen bei ängstlichen und gehemmten Tieren;
8. Schwanzeinziehen bei ängstlichem Tier.
9. Ausgestreckter Schwanz bei wütendem Angriff;
10. Bei Begegnung mit einem ♂ begattungsunwilliges ♀;
11. Bei Begegnung mit einem ♂ begattungswilliges ♀.

Wir sehen grösstenteils nur die Wirkweisen dieses sich gegenseitig Verstehens; die Ausdrucksbewegungen aber, die zum Teil geringfügige Intensionsbewegungen sein müssen, kennen wir nur selten. Tierlicher Ausdruck ist oft komplizierter und reicher als wir ihn erfassen können.

Ängstliche, gehemmte Tiere ziehen ihre Schwänze leicht ein (Fig. 11) oder versuchen, sie auf einem Ast oder auf dem Boden aufzustützen (Fig. 11).

Die bei *Papio papio* geschilderten analen, bzw. caudalen Verhaltensweisen treffen wir auch bei anderen Affen an, so bei *P. hamadryas*, *P. porcarius*, *P. leucophaeus* und *P. sphinx*, ferner (wenn auch nur selten und andeutungsweise) bei *Macaca irus* (Halbwüchsiger gegenüber einem Adulten), beim schwanzlosen *Simia inuus* und bei *Cercocebus aterrimus*.

Maximales Schwanzeinziehen, d. h. Entzug der Anal-Genital-Region ist als Inferioritätserscheinung bei manchen Carnivoren und Ungulaten zu beobachten (SCHENKEL 1947).

8. Ausdruckserscheinungen während der Territoriummarkierung.

Das Hochhalten des Schwanzes als optischer Ausdruck sozialer Überlegenheit während der olfaktorischen Territoriummarkierung tritt besonders bei Caniden deutlich in Erscheinung. Ich schildere drei Beispiele:

1. Ein Schäferhund harnt mit erhobenem Schwanz spritzweise und zeigt anschliessend die typischen Scharrbewegungen mit den Hinterextremitäten. Allein die Schwanzhaltung lässt erkennen, dass es sich dabei nicht um ein Verscharren, sondern im Gegenteil um eine maximale Verteilung des Urins handelt.

2. Ein anderer Schäferhund jagt ein Eichhörnchen, erwischt es aber nicht; der erregte Hund uriniert spritzweise mit erhobenem Schwanz.

3. In der Menagerie (Paris) konnte ich eine Wolfsfamilie (*Canis lupus*; ♂, ♀ und vier, ca. 4 Wochen alte Junge) diesbezüglich eingehender beobachten: Das ♂ scharrte im Anschluss an die übliche Miktion (vom Harnspritzen als Territoriummarkierung nicht immer eindeutig zu unterscheiden) stets heftig mit den Hinterextremitäten; das ♀ jedoch nicht. Vor der Reinigung der Wolfsanlage, d. h. wenn der Wärter sich bis auf ca. 50 m Entfernung genähert hatte, begannen die Tiere unruhig zu werden, zeigten mit erhobenem Schwanz 2-3-4 mal hintereinander Harnspritzen und anschliessende Scharrbewegungen. Das ♂ scharrte bisweilen auch mit den Vorderextremitäten. Merkwürdig war, dass das ♀ in diesem Erregungszustand ebenfalls zu scharren begann, was normalerweise nicht geschah, oft auch ohne vorangegangenes Harnen. Dieser Vorgang spielte sich täglich ab.

Die eben bei Hundartigen geschilderte Erscheinung kenne ich auch vom Löwen (*Felis leo*) bei ♂ und ♀ (urinieren, scharren,

schwanzzerheben) und von der Gemse (*Rupicapra rupicapra*) im ♂ Geschlecht (abstreifen des Sekretes des Retrocornualorgans bei erhobenem Schwanz); sie tritt namentlich bei rudelbildenden Huftieren (Intensivierung der Territoriummarkierung während der Brunftzeit) im ♂ Geschlecht in engstem Zusammenhang mit sexuellen Reaktionen auf. Erst die gesamtheitliche Betrachtung des Verhaltens eines Tieres wird uns in solchen Fällen die spezielle Ausdrucksfunktion eines Körperorgans verständlich machen.

Auch das harnspritzen *Felis serval* ♂ erhebt seinen Schwanz, der während des Markierungsaktes Zitterbewegungen ausführt.

Das Balzverhalten des Pfau ♂ (*Pavo cristatus*) (Aufrichten der Oberschwanzdecken und der Schwanzfedern zum Rad usw.) kann ebenfalls als Territoriummarkierung auftreten. Merkmale für das Radschlagen als optische Territoriummarkierung:

Zum Radschlagen gesellt sich der typische, laute Territoriummarkierungsruf; die ♀♀ halten sich dabei gewöhnlich nicht in unmittelbarer Nähe des radschlagenden ♂ auf; Ruf und Radschlagen richten sich nicht gegen ein ♀, stets gegen ein ♂ im Nachbarterritorium; das Nachbar ♂ beantwortet gewöhnlich den Ruf des Rivalen durch Ruf und Radschlagen; oft beginnt das ♂ zuerst mit Rufen und schlägt erst während des Rufens das Rad, das aber meist nicht zur vollen Entfaltung kommt und nach ein paar Rufen wieder in sich zusammenfällt.

Die Doppelnatur des Radschlagens beim Pfau zeigt, dass speziell bei Vögeln gleiche optische Ausdrucksmittel in sehr verschiedenen Situationen (Balz, Abwehr) zur Anwendung kommen können. Auch hier lassen nur die jeweiligen Begleitumstände eine einwandfreie Interpretation zu.

9. Schwanzschütteln als Übersprungbewegung.

Neben dem bekannten Schwanzschütteln zwecks Entfernung feinsten Wassertröpfchen von den Schwanzfedern (Gefiederreinigung) kommt bei Enten und Gänsen ein intensives Schwanzschütteln vor, das als typische Übersprungbewegung im Sinne TINBERGENS (1940) bezeichnet werden darf.

Das Übersprungsschwanzschütteln tritt regelmässig als Ausdruck zweier mehr oder weniger gleichzeitig wirkender antagonistischer Triebe auf, des Fluchttriebes einerseits und des Angriffstriebes andererseits; dadurch kommt ein typisches Abreagieren

zustande. Diese Gebärde, die als eine Art Abwehrreaktion aufgefasst werden kann und bei schwacher Reaktion nur noch als kaum erkennbare Schwanzvibration auftritt, lässt sich besonders häufig in Zoos beobachten. Durch den Beobachter aufgeschreckte Enten oder Gänse schwimmen, zunächst ohne Schwanzbewegung, auf kurze Distanz davon (ein bis mehrere Meter je nach Fluchtdistanz), stoppen dann plötzlich und zeigen das geschilderte Schwanzschütteln.

Dasselbe geschieht bei Auseinandersetzungen zwischen artgleichen oder artfremden Tieren: ein von einem Artgenossen verjagtes, sozial tiefer stehendes Individuum schüttelt ebenfalls seinen Schwanz sehr energisch, was gewöhnlich nie länger als etwa 5 Sekunden andauert. Der Fluchttrieb dominiert also zunächst für kurze Zeit; kann er, etwa durch ständiges Gejagtwerden, nicht zum Stillstand kommen, stauen sich die Abwehrreaktionen und brechen nachher viel intensiver durch.

Das Übersprungsschwanzschütteln unterscheidet sich in keiner Weise vom üblichen Schütteln: beide erfolgen horizontal und entsprechen sich auch ungefähr in ihrer Intensität (durchschnittlich 7 Ausschläge pro Sekunde); nur das Gesamtverhalten des Tieres und die äussere Situation erlauben eine Sonderung.

10. Autotomie und Regeneration.

Unter Schwanzautotomie verstehen wir eine willkürliche Selbstverstümmelung des Schwanzes; sie äussert sich in Abwurf oder in Benagen und Abfressen des eigenen Schwanzes. Eine kurze Übersicht über die Verhältnisse bei Säugern habe ich (1952b) gegeben; die folgende Darstellung enthält nur das Wesentlichste (siehe auch SŁOTOPOLSKY 1921).

Über Schwanzabwurf bei Ergriffenwerden am Schwanz berichtet LANTZ (in BREHM 1912, 4, p. 142) bei *Salamandra caucasica*, *Chioglossa lusitanica*, *Spelerpes* und *Batrachoseps*.

Partielle Schwanzautotomie ohne nennenswerten Blutverlust mit anschliessender mehr oder weniger ausgeprägter Regeneration tritt bei Reptilien sehr häufig in Erscheinung.

Fähigkeit zur Autotomie besitzen: *Rhynchocephalia*; *Squamata*: *Lacertilia*: *Geckonidae*, *Eublepharidae*, *Uroplatidae*, *Pygopodidae*, *Agamidae*, *Iguanidae*, *Zonuridae*, *Anguidae*, *Tejidae*,

Lacertidae (Fig. 12), *Gerrhosauridae*, *Scincidae*. Keine Fähigkeit zur Autotomie haben: *Testudinata*, *Emydosauria*, *Squamata*: *RHIPTOGLOSSA* (*CHAMAELEONTIDAE*), *OPHIDIA*, *LACERTILIA*: *Helodermatidae*, *Varanidae*, *Amphisbaenidae*; d. h. einerseits Tiere mit sehr kurzen, andererseits solche mit schlagenden oder greifenden Schwänzen. Einzelne Vertreter der autotomierenden Gruppen können von der Regel abweichen, besonders wenn ihre Schwänze ausgesprochene Wickelschwänze sind (z. B. *Corucia zebrata* unter den Scinciden; Fig. 13).

Wenig scheue oder handzahme Eidechsen (*Lacerta*) verzichten bei Berührung des Schwanzes auf Abwurf. Beim Ausbleiben der Fluchtreaktion findet auch kein Schwanzabwurf statt. Dagegen kann es vorkommen, dass Schwanzautotomie auch dann erfolgt, wenn das Tier z. B. am Rumpf gefasst oder überhaupt nur erschreckt wird. Am zurückgebliebenen Schwanzstummel tritt Regeneration auf; bei partieller Ruptur kommt es bisweilen zur Ausbildung eines 2–5-teiligen Schwanzes.

Über „Auffressen“ des eigenen Schwanzes berichtet STEMLER (1941, p. 135) von einer *Natrix natrix*.

Schwanzautotomie (nach Reptilienart und ohne Blutverlust) kann auch bei Säugern auftreten: bei den langschwänzigen *Mysateles*-Arten (MOHR 1939, 1941), bei *Atherura* (ALLEN 1918, p. 143) und bei *Perognathus* (SUMNER und COLLINS 1918).

Bei den meisten anderen Nagetieren handelt es sich aber bloss um einen unwillkürlichen Verlust eines Teiles der Schwanzhaut bei relativ schwachem Zug durch den angreifenden Feind. Von Schwanzhautautotomie darf daher nicht gesprochen werden. Von Autotomie im allgemeinen sprechen wir bei diesen Nagern nur deshalb, weil die übriggebliebene Knochenrute in den meisten beobachteten Fällen vom Tier selbst entfernt wird, sei es durch Abbeissen, Abnagen oder durch Abbrechen bei geeigneten Bewegungen.

Nach eigenen Beobachtungen und Angaben von MOHR (1941), THOMAS (1905), BREHM (1914, II, p. 197, 209, 415) und EIBL-EIBESFELDT (1951) sind bis heute folgende Nagerarten bekannt, die Schwanzhautverlust zeigen:

Muridae: *Epimys rattus*, *E. r. alexandrinus*, *E. norvegicus*, *Mus musculus*, *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, *A. agrarius*, *Peromyscus baylei rowlayi*, *Meriones persicus*.

Moxidae: *Glis glis*, *Dyromys nitedula*, *Eliomys quercinus*, *E. spec.* (Innerasien), *Muscardinus avellanarius*, *Graphiurus spec.*, *Claviglis crassicaudatus* (Afrika).

Jaculidae: *Jaculus* (Afrika).

Octodontidae: *Proechimys cayennensis*.

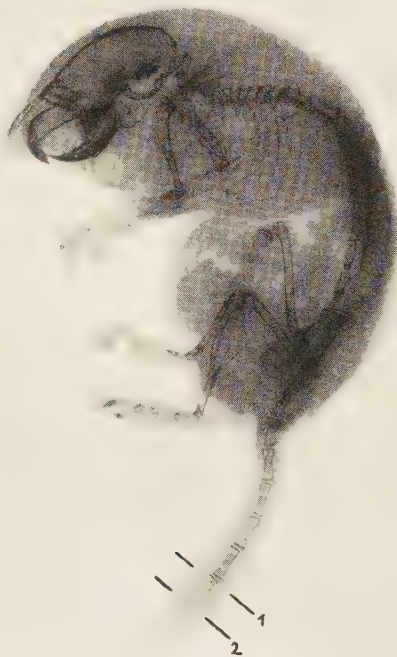
An *post mortem* untersuchten Haus-, Wald- und Gelbhalsmäusen konnte ich die Schwanzhaut jeweils bis zu einer bestimmten, relativ konstanten Stelle mit Leichtigkeit abziehen; die folgende Tabelle gibt einige Beispiele:

	Schwanz- länge cm	Länge der abgezogenen Schwanz- haut cm	Wirbelzahl der frei gewordenen Schw. rübe
<i>Mus musculus</i>	7,6	3,7	16
—	7,7	3,8	17
—	7,8	3,9	17
<i>Apodemus sylvaticus</i>	7,8	4,1	
—	6,8	4,2	
—	6,5	4	17
—	7,2	4,3	18
—	7,7	5,1	18
—	9	5	15
—	7,8	4,2	18
—	7	4,4	18
—	8,9	5,9	19
<i>Apodemus flavicollis</i>	10	5,8	20
—	10,5	6,5	20

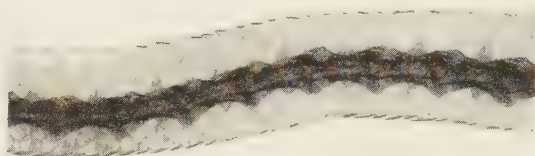
Aus der Tabelle geht die relative Konstanz der Risstelle bei den einzelnen Arten hervor; die Länge der abreisenden Schwanzhaut nimmt im allgemeinen zu mit dem Längerwerden des gesamten Schwanzes; dass dabei Abweichungen auftreten, hängt mit der starken Variabilität der Schwanzlänge zusammen. Die Wirbelzahl zeigt ebenfalls eine relative Konstanz; wir müssen daraus folgern, dass in diesen Fällen der längere Schwanz meist auf einer Verlängerung, nicht auf einer Vermehrung der Wirbel beruht.

Eine *post mortem*-Untersuchung eines *Muscardinus avellari* ♀ mit einer Anzahl 6—10 Wochen alter Jungen ergab nachstehende Zahlen (Nr. 1—7); vergleichsweise führte ich auch

14



13



12

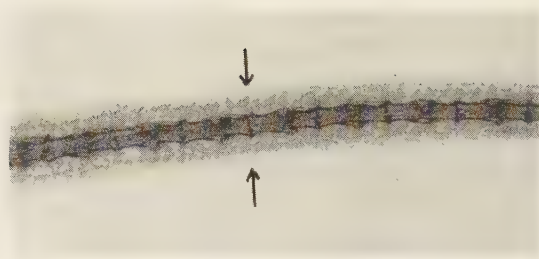


FIG. 12-14.

12. Schwanzausschnitt aus Röntgenaufnahme von *Lacerta agilis*; Wirbel mit präformierten Bruchstellen (Pfeile !); vergrößert.
 13. Schwanzausschnitt aus Röntgenaufnahme von *Corucia zebrata*; Wirbel ohne präformierte Bruchstellen; Wickelschwanz; Normalgröße.

14. Röntgenaufnahme eines toten Haselmaus ♀ (Lateralansicht, Normalgröße, Formolexpl.);

1. Stelle der seinerzeitigen Autotomie;

2. Schwanzende (exkl. Haare);

1-2. Regenerierte Zone; der letzte abgebrochene Wirbel wächst weiter.

Das Endkölbchen tritt hier nicht so drastisch in Erscheinung infolge seiner leicht dorso-ventralen Abplattung. Man beachte die enorme Größe der Schwanzwirbel im Vergleich mit den übrigen Wirbeln.

an Haselmäusen aus der Sammlung des Naturhistorischen Museums Basel Messungen durch (Nr. 8—23):

Nr.	Sex.	Kopf-Rumpf länge cm	Schwanz- länge (inkl. Endhaare) cm	Schwanz- länge (ohne Endhaare) cm	Länge der abgezog. Schw. haut (inkl. End- haare) cm	Wirbelzahl d. freigew. Schw. rübe	mit dunkle- rem Schw. ende (dorsal u. seitlich) cm
1	♀	8	5	2,7	aut. + regen. Schwanz		2,8
2	juv.	4	4,9	4,3	3,7	14	
3	juv.	4,5	5,5	4,7	3,8	12	
4	juv.	4,5	5,9	5	3,9	13	
5	juv.	4,5	6,1	5,2	4,5	14	
6	juv.	5	6	5	4,6	13	
7	juv.	6	7,2	5,7	5,1	13	
8	♂	8	7	5,8	aut. + regen. Schwanz		3
9	♂	8,1	7,1	6,2			3,5
10	♂	9,8	7,9	6,7			
11	♂	8,5	7,5	6,6			2,5
12	♂	8	7,1	6			3
13	juv.	7	3	1,8			1,5
14	juv.	6	3,7	3,5			
15	juv.	6,5	4,5	3,7			
16	♂	7,8	7,2	6			
17	juv.	5	5,8	4,6			
18	♂	8	7,3	6,2			4,5
19	♂	7,5	7,2	6,2			
20	juv.	4,5	3,6	3			
21	♂	6,8	7,1	6			
22	♂	6	6,1	5,4			
23	♂	8	8,3	6,8			

Haselmaus Nr. 1 zeigte beim Fang einen bereits autotomierten und regenerierten Schwanz (Fig. 14): Der stark verkürzte Schwanz wies an seinem Ende eine ca. 5 mm lange, kolbenartige Verdickung auf (Regenerat). Auch bei den Haselmäusen ist die Wirbelzahl der frei gewordenen Schwanzrübe relativ konstant; gerade bei jungen Tieren ist sie oft nicht eindeutig festzustellen, weil die letzten 2—3 Wirbel noch schwach entwickelt sind. Auch hier ist die Länge der abgezogenen Schwanzhaut wieder ungefähr proportional der Länge des Schwanzes. Es scheint mir auch, dass am Haselmausschwanz mehrere Risstellen auftreten (wie GOEGL 1930 schreibt); die von mir erwähnten wären dann jeweils die körpernächsten; oft riss aber der Schwanz weiter endwärts, gewöhnlich ca. 1 cm von der körpernächsten Risstelle entfernt.

Ich konnte einige Wochen alte, sehr scheue Haselmäuschen oft an der Schwanzhaut fassen, ohne dass diese riss; dasselbe erlebte ich bei jungen Gelbhalsmäusen. Die Vermutung liegt nahe, dass die Risstellen erst spät im Verlaufe der postembryonalen Wachstumsperiode ausgebildet werden.

An einem in grossem Käfig gehaltenen Siebenschläfer (*Glis glis*) provozierte ich Schwanzhautverlust. Nach einigen massiven Angriffen auf den Schwanz konnte ich ein 6,5 cm langes Schwanzhautstück abziehen; dabei kam es zunächst zu einer maximalen Fluchtreaktion: das Tier schnellte empor, durchkletterte den ganzen Käfig und klammerte sich an den Gitterstäben des Daches an, wo es sich einigermaßen in Sicherheit wähnte. Dort trat eine Art Schockwirkung auf — eine Phase der Erschöpfung, während der es die Augen zukniff und kein Abwehrverhalten zeigte. Die blossgelegte Schwanzrübe wurde krampfartig ventral eingeknickt und erst nach ca. einer halben Stunde wieder gestreckt. Mit dem Abklingen der Schockwirkung (nach ca. $\frac{1}{2}$ Stunde) blieb der Siebenschläfer immer noch oben hängen, grunzte aber häufig (wohl infolge der Juckreize am Schwanz) und beleckte oft die Schwanzrübe. Erst nach 2 Stunden stieg er wieder auf den Käfigboden hinunter, der für ihn immer noch mit negativen Valenzen behaftet war. Jede Beunruhigung führte zu einer Flucht nach oben, was vorher (und 1—2 Tage nachher) nie geschah. Leider konnte nicht beobachtet werden, auf welche Weise die Schwanzrübe entfernt wurde; jedenfalls ragte anderentags immer noch ein kleines Stückchen aus dem Fell hervor.

Siebenschläfer zeigen gelegentlich ein interessantes Verhalten, bei welchem der Schwanz gleichsam als imaginäres Schutzorgan auftritt. Wird ein Individuum von einem Feind überrascht, ergreift es entweder die Flucht oder es wehrt sich. Ist es aber an der Flucht verhindert, und fühlt es sich zugleich völlig machtlos dem Feind ausgeliefert, kann ein Mittelweg eingeschlagen werden; es duckt sich, indem es rasch seinen Schwanz ventral einkrümmt und sich (in Rückenlage) dahinter verbirgt; in dieser Stellung harrt es solange aus, bis sich der Feind zurückzieht; dann erst löst sich langsam die krampfartige Schwanzhaltung, und das Tier nimmt wieder die übliche Bauchlage ein (Phot. in BOPP 1952 a).

Dass auch bei Säugetieren wirkliche Schwanzregeneration (wenn auch nicht in dem Masse wie bei den Reptilien) auftritt, darf heute als völlig gesichert betrachtet werden [THOMAS (siehe MOHR 1941) und HÄFFNER (1941)].

Autophagie bei Säugern.

Schwanzautophagie stellt eine Möglichkeit der Schwanzautotomie dar. Wir haben bereits betont, dass man den partiellen

Schwanzverlust bei Nagetieren als Autotomie bezeichnen dürfe, weil die Schwanzröbe später abgebissen oder abgefressen wird; wir haben allen Grund anzunehmen, dass dafür vor allem die nach dem Schwanzhautverlust an der Schwanzröbe auftretenden Juckreize massgebend seien.

Schwanzautophagie (teilweise letal verlaufend) kommt aber auch bei anderen Säugern (z. B. Schlaffschwanzaffen, Löwen usw.) vor.

Autophagie bei Säugetieren (ausgenommen die autotomierenden Nager) ist wahrscheinlich meist eine gefangenschaftsbedingte Erscheinung; Ursachen können sein: Unzulängliche Ernährung, zu kleiner Käfig, zu niedere Temperatur, Parasitierung, eventuell Verletzungen, psychische Gefangenschaftstörungen (Mangel an Betätigung, eventuell Gehirnerkrankungen).

Der Schwanzautotomie kommt speziell bei Reptilien eine erhebliche Bedeutung im Dienste der Feindvermeidung zu (siehe Magenuntersuchungen von HEDIGER 1934). Ähnliches gilt für den Schwanzhautverlust bei Nagern, trifft man sie doch in freier Natur sehr häufig mit autotomierten Schwänzen an (siehe auch CUENOT 1907).

11. Fluchtreaktionen.

Wir können bei Huftieren hinsichtlich der Schwanzbewegungen generell 4 Typen von Fluchtreaktionen unterscheiden:

1. Maximal eingezogene Schwänze:

- z. B. *Boselaphus tragocamelus*
Antilope cervicapra
Otelaphus (nach BREHM)
Odocoileus hemionus (nach ANTHONY)
Damaliscus korrigum (nach HEDIGER 1951).

(Hieher gehören bekanntlich auch die Caniden.)

2. Mehr oder weniger horizontal getragene Schwänze:

- z. B. *Sus scrofa*
Equus
Syncerus (nach GROMIER 1948)
Camelus bactrianus
Lama huanachus
Lama glama
Ovis musimon
Elephas, Loxodonta (nach URBAIN 1940).

3. Mehr oder weniger vertikal aufgerichtete Schwänze:

- z. B. *Rupicapra rupicapra*
Connochaetes albojubatus
Ammotragus lervia
Capra hircus
Tragelaphus scriptus (nach BREHM)
Poëphagus grunniens
Bison americanus, *Bison Bonasus*
Bos taurus
Rangifer tarandus
Dama dama
Muntiacus muntjac
Rusa porcinus (nach BREHM)
Odocoileus virginianus (nach ANTHONY)
Cervus axis
Pseudaxis sika
Diceros bicornis (nach Fliegeraufnahme aus Afrika)
Ourebia ourebi (nach HEDIGER 1951).

4. Aufgeringelte Schwänze:

- z. B. *Giraffa*.

Auffälliges Schwanzverhalten während der Flucht kann auch ganz fehlen:

- z. B. *Ovis strepsiceros*
Ovis aries palustris (Tavetscherschaf).

Wir sehen, wie verschieden das Schwanzverhalten während der Flucht selbst innerhalb der gleichen Tiergruppe sein kann. An einer Tierart gefundene Verhaltensweisen dürfen daher bei anderen Vertretern der gleichen Gattung oder Familie nie ohne weiteres vorausgesetzt werden. Die vergleichende Tierpsychologie wird jeden Fall einzeln prüfen müssen, um Endgültiges aussagen zu können.

Wie intensiv verschiedene Faktoren die Art und Weise der Fluchtreaktion mitbestimmen, sollen einige Beispiele zeigen:

In der primären Fluchtreaktion legt z. B. *Dama dama* den Schwanz auf den Rücken. Sekundär treten dann, je nach Zähmheit und fluchtauslösendem Element, schwächere Reaktionen in Erscheinung (SKW 270° bis eventuell 90°, meist 180°).

Die Abhängigkeit der Reaktionsweise vom Zähmheitsgrad zeigten zwei trächtige Mähnschafe (*Ammotragus lervia*) im Basler Zoo. Das weniger zutrauliche, sehr scheue Individuum erhob

den Schwanz, während das andere, zahme, keine besonderen Reaktionen mehr zeigte, wenn man sich ihnen näherte.

Bei den im Basler Zoo untersuchten, durch einen angreifenden Hund ausgelösten Fluchtreaktionen gingen einige Mähnschafe und Damhirsche (vorwiegend Junge führende ♀♀) zum Angriff über: dabei wurde der Schwanz eingezogen.

Ein *Choeropsis liberiensis* ♀ und ein *Tapirus terrestris* ♂ reagierten auf den angreifenden Hund mit Territoriummarkierungsverhalten. Der Tapir spritzte Harn ohne besondere Schwanzhaltung oder -bewegung und ohne anzugreifen; das Zwergflusspferd griff den Hund mit offenem Rachen an und setzte seinen Schwanz in intensive Schwirrbewegungen, jedoch ohne zu defäzieren.

Von *Sylvilagus floridanus* ist bekannt, dass er auf der Flucht seinen unterseits weissen Schwanz signalartig aufrichtet, dabei aber nicht wippt (BREHM 1914, Bd. 11, p. 53); dasselbe sah ich bei adulten und jungen Kerguelen-Kaninchen. In der Jagdliteratur wird behauptet, dass bei *Lepus europaeus* das ♂ auf der Flucht viel mehr und andauernder mit dem Schwanz wippe als das ♀. Man glaubt, auf Grund dieses Schwanzverhaltens sogar die Geschlechter bestimmen zu können. Ich benützte in den letzten Jahren jede Gelegenheit, Hasen in freier Natur zu beobachten. Die Ergebnisse, die mit den Beobachtungen von Ph. SCHMIDT (Basel, mündl. Mitt.), einem der besten Kenner freilebender Feldhasen, übereinstimmen, sind folgende:

1. Das Schwanzwippen bildet kein Kriterium zur Bestimmung der Geschlechter.
2. Der flüchtende Hase (♂ oder ♀) wippt in der Regel nicht; er presst den Schwanz während des Springens an; erst im Moment des Aufhorchens und Uinschauhaltens wird er gewöhnlich nach oben geklappt.
3. Besonders Junghasen wippen häufig, vorwiegend während des Spiels (= vitales Bewegungsbedürfnis).

Flüchtende Warzenschweine (*Phacochoerus aethiopicus*) richten den Schwanz auf der Flucht senkrecht auf (STEVENSON-HAMILTON 1947, p. 64/5).

Das Schwanzverhalten beim Hausschwein.

Während *Sus scrofa* den Schwanz auf der Flucht gewöhnlich ausstreckt (SKW 90° bis evt., besonders bei Jungen, 180°), zeigen Hausschweine ganz andere Reaktionen. Werden sie erschreckt,

springen sie weg und ringeln den Schwanz sofort auf, während er sonst (besonders bei Jungen) hängend getragen wird. Adulte Tiere sind weniger scheu und zeigen deshalb diese Tendenz nicht so deutlich. Schwanzringelung bei Ferkeln ist Ausdruck höchster Erregung, keine spezifische Fluchtreaktion.

Die folgenden Beobachtungen an rund 800 Edelschweinen und Veredelten Landschweinen (*Sus scrofa domesticus*) verschiedenen Alters und Geschlechtes wurden teils in der Schweinezucht der Strafanstalt Witzwil (Bern), teils im Schlachthof Basel-Stadt und grösstenteils in der Schweinezucht des Bürgerspital Basel gemacht. Zur allgemeinen Orientierung diene folgendes:

1. Ferkel (Geburt bis 8—10 Wochen), 2. Springer (von 8—10 Wochen bis 4—5 Monate; von den Müttern getrennt), 3. Mastschweine (von 4—5 Monaten bis 8—10 Monate; jüngere Mastschweine: 4—6 Monate, ältere Mastschweine: 6—10 Monate), 4. Tragende Moren (Begattung bis Geburt), 5. Säugende Moren (Geburt bis Trennung von den Jungen), 6. Leere Moren (Trennung von den Jungen bis neue Begattung), 7. Eber (männliche Zuchttiere).

Hausschweine (nach LANG 1914, p. 886/7 auch F₁-Bastarde zwischen geradschwänzigen Ebern von *Sus scrofa* und ringelschwänzigen Moren von *Sus scrofa domesticus*) kommen mit ringelfähigen Schwänzen zur Welt. Ringelschwänze können beliebig entringelt, d. h. vollständig gestreckt, nach allen Richtungen geschlagen und gebogen werden. Links-, bzw. Rechtsringelung ist individuell angeboren und wird zeitlebens beibehalten. In der folgenden Tabelle sind die beiden Ringelungsmodi an den beobachteten Schweinen statistisch erfasst worden:

	total Tiere	geringelt links	geringelt rechts	gestreckt
Ferkel	98	32	53	13
Springer	134	48	61	25
Jüngere Mastschweine . .	101	33	56	12
Ältere Mastschweine . .	55	15	27	13
Mastschweine vor der Schlachtung	85	34	51	0
Säugende Moren	31	11	7	13
Leere Moren	26	8	16	2
Eber	4	2	2	0
Total	534	183	273	78

Ferkel: Zählungen während des Saugens (Phasen I und II). In 99% aller Fälle Schwanz in Phase III wieder gesenkt. Alter: Neugeborene bis 80 Tage alte.

Springer, Mastschweine: Zählungen während des Fressens; selbst bei dieser starken Erregung gab es Tiere, die nicht ringelten; „gestreckt“ = Tiere, die während der prozentualen Stichzählung (Fressen im Verband) nicht geringelt hatten.

Mastschweine vor der Schlachtung: Zählungen während des Betäubens und Tötens. Weil dabei stets maximale Erregung eintrat, fehlen die „gestreckten“ Schwänze. Hinsichtlich der Schwanzringelung bei diesen und allen übrigen beobachteten Schweinen bestand kein Geschlechtsunterschied.

Säugende Moren: „Gestrecktschwänzige“ dominieren, weil meist einzeln gehalten; dadurch ruhiges Fressen möglich.

Auf welche Weise sich die Schwanzringelungsmodi vererben, könnten nur systematische Vererbungsexperimente zeigen. In den meisten diesbezüglich beobachteten Würfen waren stets beide Modi vertreten. Die Ringelung selbst hat nichts zu tun mit den Knickschwänzen, wie sie NORDBY (1934) als Defekte beschrieben hat.

Während des Schlafens und Ruhens zeigten 11 von 163 Individuen jeden Alters geringelte Schwänze; 152 hatten entringelte, an den Körper angelegte oder meist frei liegende Schwänze. Fig. 15—19 zeigen die verschiedenen Haltungen und Bewegungen.

Die Aufringelung des Schwanzes kann auf zweierlei Arten erfolgen:

1. Bei plötzlich auftretenden starken Erregungen (Erschrecken, Flucht usw.) wird der Schwanz dorsal gekrümmt und geringelt; hauptsächlich bei Jungtieren (Ferkeln und Springern, auch etwa jungen Mastschweinen).
2. Bei schwachen, meist spontanen Erregungen wickelt sich der Aufringelungsprozess langsam ab: Erheben der Schwanzbasis, ventrale Krümmung des ganzen Schwanzes bei horizontal gehaltener Basis, seitliches Abbiegen (nach links oder rechts) im Mittelstück, Erheben des hinteren Mittelstückteiles und des Endes zum „Ring“; besonders bei Alttieren (Moren und Ebern), die weitgehend an den Menschen gewöhnt sind.

Jede dieser vorhin beschriebenen Aufringelungsphasen kann auch für einige Zeit als „Dauerzustand“ auftreten. Die individuelle Variation ist in dieser Hinsicht besonders gross: Moren zeigen bisweilen sogar eine Doppel-Ringelung (Fig. 19).



FIG. 15-18.

15. Linksgeringelter Schwanz eines jungen Mastschweines (♀).

16. Rechtsgeringelter Schwanz eines jungen Mastschweines (♀).

17. Gestreckter Schwanz einer säugenden More.

18. 6-tägige Ferkel während des Saugens; die ersten 5 Tiere von vorn nach hinten:

- 1) linksgeringelt;
- 2) rechtsgeringelt;
- 3) Stummelschwanz erhoben;
- 4) gestreckt;
- 5) halbwegs geringelt.

Schwanzringelung ist beim Hausschwein primär Ausdruck höchster Erregung. Interessant ist nun, dass bei einem domestizierten Tier eine derartige Ausdrucksbewegung zu einer statischen Haltung werden kann, die auch in ganz anderen Situationen beibehalten wird.



FIG. 19.

Schwanzhaltungen und -bewegungen beim Hausschwein:

- 1.-3. Fressende Ferkel;
4. Ferkel in Erregung;
5. Urinierende More mit linksgeringeltem Schwanz;
6. Schwanzschlagen einer More (Insektenabwehr);
7. More mit eingezogenem Schwanz bei verhinderter Flucht;
8. Liegender Eber mit abgelegtem Ringelschwanz;
9. Eber mit gestrecktem Schwanz und deutlich sichtbarem Scrotum;
10. Gestörtes liegendes Mastschwein zeigt den Beginn einer Schwanzringelung;
11. Doppel-Ringelung nach rechts eines älteren Mastschweins.

Frischgeborene Ferkel zeigen in den ersten Lebensstunden bereits lebhaftes Schwanzringelung während des Saugens; während der ersten 5 Lebenstage treten weder Flucht noch Schreckbewegungen auf. Die Nest (d. h. Mutter-) Gebundenheit ist noch sehr stark: mit eingezogenen Schwänzchen rotten sie sich zusammen und versuchen, sich zu verbergen (Duckreaktion); nur in ganz seltenen Fällen kommt es zu kurz andauernden Schwanzringelungen. Mit

5—6 Tagen tritt das typische „Schrecken“ auf: die Tiere flüchten und ringeln den Schwanz. Wir sehen, wie wenig zahm selbst Haustierte sind, wenn sie zur Welt kommen. Jungtiere sind äusserst ängstlich und schreckhaft, was uns die Schweine als Nestflüchter besonders schön demonstrieren.

Beobachtungen über das Schwanzverhalten von 85 sterbenden Schweinen im Schlachthof Basel-Stadt ergeben folgendes:

1. Allgemeine Erregung beim Hereintreiben in den Schlachtraum: Schwänze in den meisten Fällen bereits voll geringelt; Ausnahmen kamen vor.
2. Maximale individuelle Erregung beim Treiben des Einzeltiers in den Elektrisierungszwinger: Ausnahmslos Schwänze geringelt.
3. Schockwirkung beim Ansetzen des Elektrisierungsgerätes im Kopf-Nacken-Gebiet: Schwanz schlagartig entringelt und schlapp fallen gelassen.
4. Während des Elektrisierens, das zur Bewusstlosigkeit (Narkose) führt, begann 5—10 Sek. nach dem Schock die Wiederaufringelung des Schwanzes, was 5—10 Sek. dauerte. Diese Aufringelung steht in Zusammenhang mit anderen krampfartigen Bewegungen des Körpers (Zitterbewegungen des Schwanzes, der Kruppenhautmuskulatur und der Hinterextremitäten). Der Ringelschwanz wird während der Dauer des Elektrisierens beibehalten.
5. Während des anschliessenden Stechens (Blutausfluss) des narkotisierten Tiers anfänglich noch krampfartige Ringelung oder sogar noch einige Bewegungen des ganzen Schwanzes; anschliessend deutliche Erschlaffung und Ausstreckung des Schwanzes; Bewegungen können noch einige Minuten auftreten, werden aber stets seltener.
6. Totale Erschlaffung des Schwanzes bei Eintritt des Todes. Die Schwänze toter Tiere sind ohne Ausnahme gestreckt.

12. *Freundschaftliche Gebärde.*

Schwanzwedeln bei Huftieren (EIPPER 1944, p. 30/1 beschreibt es bei der Giraffengazelle) scheint, soweit meine Beobachtungen reichen, nicht den freundschaftlichen Charakter des Wedelns der Hunde zu besitzen, sondern ist Ausdruck des Strebens nach Nahrung. Dass letztlich auch eine solche Bettelbewegung Ausdruck freundschaftlicher Beziehungen ist, scheint selbstverständlich; Ausdruckserscheinungen lassen sich in dieser Hinsicht nie scharf von einander trennen.

Allgemein bekannt ist das seitliche Schwanzschlagen (Wedeln) als freundschaftliche Gebärde bei Caniden.

Der Feliden-Schwanz.

a) Ausdruck freundschaftlicher Beziehung:

Wenn im Folgenden nichts Anderes erwähnt wird, beziehen sich die Beobachtungen auf Hauskatzen.

1. Steiles Aufrichten des Schwanzes (SKW 180°) bedeutet sexuell gefärbte Freundschaft, Ergebung und Unterwürfigkeit und tritt bei positiver Einstellung gegenüber der Umwelt auf. Diese Gebärde zeugt von starker positiver Gebundenheit, niemals von Überlegenheit oder Gelöstheit. Der emporgerichtete Schwanz versteift sich, zeigt im Mittelstück gespreizte Haare und führt mit dem Ende langsame laterale Bewegungen aus; das Schwanzende verweilt jeweils in steifer Form für einige Sekunden auf der linken oder der rechten Seite. Berühren des hinteren Körperteils oder des Schwanzes führt beim freundschaftlich gestimmten Tier sofort zu Schwanz-Erektion, was auf die Beziehung dieser Gebärde zum sexuellen Verhalten hinweist. Dieses Schwanzaufrichten erfolgt vollkommen willkürlich; es ist beim gehemmten Tier weder durch Betupfen noch durch Bestreichen des hinteren Körperteils zu erreichen. Schwanz-Erektion tritt stets zusammen auf mit leichter ventraler Krümmung der Wirbelsäule (Buckel) und Spreizen der Rückenhaare. Im wirklich sexuellen Verhalten erfolgt eine Steigerung dieser Gebärde.
2. Laterale oder vertikale Bewegungen des Schwanzendes sind Ausdruck allgemeiner, aber weniger verbindlicher Zutraulichkeit; unvertraute Tiere zeigen sie anfänglich nicht, zahme dagegen oft und besonders intensiv, wenn man mit ihnen spricht oder sie krault (*Panthera pardus*, *Panthera tigris*). Schwanzendbewegungen treten auch beim überlegenen Tier auf; nur muss die Grundstimmung stets eine zutraulich-freundschaftliche sein (Ausdruck kleinster psychischer Erregungen).

b) Individuelle Schwanztragarten:

In Fig. 20 sind die Normalhaltungen der Schwänze bei 9 Leoparden (*Panthera pardus*) dargestellt; sie sind nicht Ausdruck momentaner Stimmungen, kennzeichnen jedoch eine gewisse „Grundstimmung“ des betreffenden Individuums. Die in Basis und Mittelstück ventral gekrümmten Schwänze gehören weniger zutraulichen und raum-vertrauten Tieren an. Solch individuelle Variationen trifft man nur bei extrem langschwänzigen Arten an, deren Schwänze bei normaler Feliden-schwanzhaltung am Boden nachgeschleppt würden (Schwanzlänge sehr variabel). (BRANDER, 1941, p. 140.)

c) Ausdruck der Überlegenheit:

In der Situation der Gelöstheit, der relativ neutralen Einstellung gegenüber der Umwelt wird der Schwanz als Ganzer oder nur das Basisstück horizontal getragen (SKW oder BKW 90°).

d) Ausdruck der Überlegenheit vor einem Angriff:

Im „Maus“-Versuch (Korkzapfen an Schnur), wenn sich das Tier vollständig sicher fühlt, treten folgende Reaktionen auf: Wenn Möglichkeit und Zeit vorhanden sind, versteckt sich die Katze und lauert; der Schwanz wird zunächst (allerdings nicht obligatorisch) in Sicherheitsstellung gebracht, d. h. seitlich eingeschlagen und an den Körper ange-

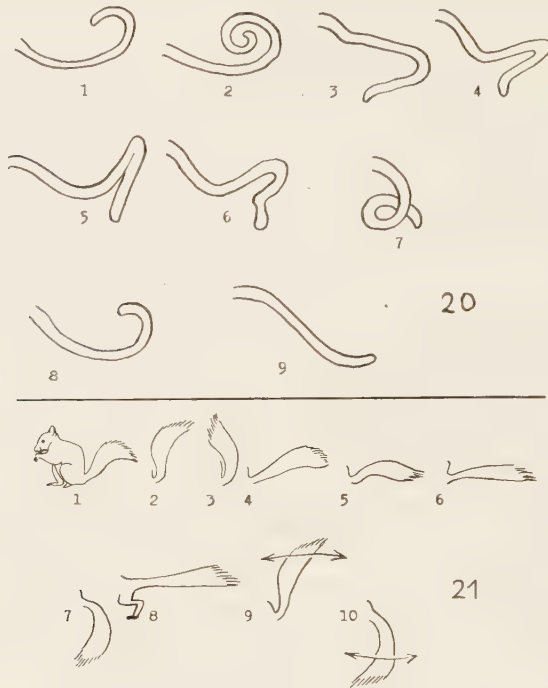


FIG. 20-21.

20. Individuelle, durch die Grundstimmung bewirkte Schwanztragarten bei Leoparden. Die in Basis und Mittelstück ventral gekrümmten Schwänze gehören weniger zutraulichen und raumvertrauten Tieren zu.

1.-7. 7 Individuen aus der Menagerie Paris.

8.-9. 2 Individuen aus dem Zoo Basel.

21. Schwanzhaltungen und -bewegungen beim Eichhörnchen:

1.-7. verschiedene Phasen der Erregtheit;

8. Steuerschwanz;

9.-10. Schwanzschlagen bei starker Erregtheit.

legt. Wenn diese Möglichkeit nicht besteht, duckt sie sich, indem sie auf freiem Boden platt abliegt. Wenn die „Maus“ in Sprungnähe kommt, wird der Schwanz nach hinten ausgestreckt und dem Boden aufgelegt; dabei treten dann die lateralen Schwanzendbewegungen auf (durchschnittlich 3 Halbschläge pro sec.). Unmittelbar vor dem Angriff kommt

es meist zu lateralen Schlägen des ganzen Schwanzes (2—3 Halbschläge pro sec.) und oft zu Hin- und Herbewegungen des ganzen Hinterkörpers (in diesem zweiten Falle wird der Schwanz etwas versteift und macht die Bewegungen des Körpers mit). Der Angriff erfolgt dann mit entweder horizontal völlig ausgestrecktem oder mit leicht ventral gebogenem Schwanz. Beim Zugriff wird der Schwanz ruckartig angezogen, um die plötzliche Stoppbewegung auszugleichen.

e) Drohung der kampfbereiten Katze:

Während des Drohens gegenüber einem Feinde (in unserem Versuch ein Hund) knurrt und faucht das Tier; der Schwanz ist ausgestreckt und wird bisweilen lateral geschlagen; die Haare des Schwanzmittelstückes sind gespreizt; Schwanzendbewegungen fehlen jedoch bei dieser Begegnung mit dem Feind, während sie im „Katze-Beute-Verhältnis“ auftreten.

f) Furcht, Unsicherheit, Hemmung:

In solchen Situationen negativer Beziehung zur Umwelt wird der Schwanz vollständig hängengelassen (SKW also 0°) oder meist sogar etwas eingezogen, beim Sitzen seitlich an den Körper gepresst. Das gehemmte stehende oder gehende Tier zeigt dann eine typische S-Form des Schwanzes: Basis und Mittelstück sind an den Körper angelegt; das Schwanzende hingegen wird nach hinten abgebogen (ventrale Krümmung).

g) Urinieren:

Schwanz in der Basis gehoben (BKW 90°); oft können dabei laterale Schwanzendbewegungen (1 Halbschlag pro sec., also langsamer als beim Angriffsverhalten) beobachtet werden. Das anschliessende Scharren erfolgt dann bei eingezogenem Schwanz ohne Endbewegungen (bei der Katze also im Gegensatz zum Hund richtiges Verscharren von Kot und Urin).

Das Haarknabbern.

In diesem Zusammenhang soll noch auf das Haarknabbern, das speziell bei Equiden auftritt, aufmerksam gemacht werden. Zwei Individuen stellen sich entgegengesetzt nebeneinander und beknabbern sich gegenseitig das Fell am Hals, auf der Kruppe oder an der Schwanzwurzel. Die Schwänze ziehen sie dabei satt ein (siehe dazu НЕК 1935/36, p. 180/1). Ausser bei Equiden konnte ich auch bei *Lama glama* solches Knabbern an der Schwanzwurzel feststellen (ein Junges knabberte im Fell der Mutter, nicht gegenseitig). Man kann diese Verhaltensweise generell als freundschaftliche Gebärde (in doppeltem Sinne: 1. Knabbern und 2. Hinhalten) auffassen. Wesentlich ist, dass in der Situation gegenseitiger Vertraulichkeit die hintere Körperregion vom Artgenossen ohne weiteres berührt werden darf. Junge Equiden zeigen diese Geste auch gegenüber dem Menschen, wenn sie gefüttert und gekraut werden.

13. Bettelorgan

Auffällige Schwanzbewegungen (Schwanzwippen bei Vögeln, intensivere Bewegungen oder Aufrechttragen des Schwanzes bei vielen Säugern) vor oder während der Nahrungsaufnahme treten als Ausdruck des Strebens nach Nahrung oft in Erscheinung. Dies gilt sowohl im interspezifischen als auch im interindividuellen Verkehr. Das bettelnde Zebra (*Equus burchelli böhmi*) z. B. zeigt intensive Pendelbewegungen (ca. 3 Ausschläge pro Sekunde). Man beachte, dass bei den wärmeregulatorischen Pendelbewegungen durchschnittlich nur 2 Ausschläge stattfinden.

Manifestiert sich in den eben genannten Erscheinungen im Schwanz nur die allgemeine nutritive Triebssituation, so kann bei Klammeraffen (speziell bei *Ateles*-Arten) der Schwanz als solcher in den Dienst des Bettelns gestellt werden. Zahme Tiere gewöhnen sich in Gefangenschaft an, ihren distal Greifbewegungen ausführenden Schwanz so weit als möglich zwischen den Gitterstäben hindurch zu strecken, um damit den Pfleger aufzufordern, Futter zu spenden. Die Genese dieser Bettelbewegungen ist im Folgenden dargestellt; sie stellt ein eindruckliches Beispiel eines Organs dar, das zusätzlich zur rein mechanischen Funktion (Ergreifen von Ästen und Nahrung) sekundär Ausdrucksfunktion erwerben kann:

Genese der Bettelbewegungen bei *Ateles belzebuth* (♀):

- 1) Das Tier ergreift Futter, das es nicht mit den Händen erreichen kann, mit dem Schwanz;
- 2) Der Pfleger bietet das Futter mit der Hand dar;
- 3) Das Futter wird dem Affen auf nahe Distanz zuerst nur gezeigt, dann überreicht;
- 4) Das Futter wird auf weite Distanz gezeigt und anschliessend überreicht;
- 5) Der Affe bettelt bei Anwesenheit des Pflegers, ohne dass er Futter sieht.

14. Aufregungszustände.

Besonders auffallend ist das vertikale Schwanzschlagen erregter Rallen, wobei die semantisch gefärbten Unterschwanzdecken zur Wirkung gelangen (*Rallus aquaticus*, *Notornis*, *Gallinula chloropus*, *Porzana porzana*, *P. pusilla intermedia*, *P. parva*). Beobachtungen an *Gallinula chloropus* ergaben folgendes:

1. Das Schwanzschlagen bei Rallen ist nicht Artmerkmal, denn es tritt nur beim erregten Tier auf (Flucht, zeitweise bei intensiver Nahrungssuche, während des Sicherns, bei Angriffen von Seiten von Artgenossen oder Enten und in ähnlichen Situationen). Zahme Tiere hingegen wippen selten und nur bei grosser Aufregung. In Gefangenschaft nimmt bei steter Verkleinerung der Fluchtdistanz auch das Schwanzschlagen immer mehr ab.

Schwanzwippen, meist verbunden mit leichter Fächerung, kann bei vielen Vögeln im Zustande verschiedenster Erregungen beobachtet werden.

2. Dem Schwanzschlagen der Rallen kommt keine phänoytische Wirkung zu wie SCHIFFERLI in NOLL (1924, p. 115) gemeint hat. Wippende Rallen fallen stets auf, weil sie ein semantisch gefärbtes Körperorgan an einem sonst cryptisch gefärbten Körper signalartig zur Schau stellen. Im natürlichen Milieu der Rallen fehlt jede Korrelation zwischen Schwanzbewegung und Umgebung, die Voraussetzung zu einer phänoytischen Wirkung wäre.

Fig. 21 zeigt die typischen Schwanzhaltungen und -bewegungen bei *Sciurus vulgaris*:

Das springende, hüpfende oder kletternde Eichhörnchen streckt seinen Schwanz mehr oder weniger horizontal aus (Steuerfunktion); der Schwanz wird nie am Boden nachgezogen (8). Sichernde, lauernde, sich aber in gewisser Sicherheit wahnende, also wenig erregte Tiere lassen den Schwanz oft bogenförmig hängen (7). Maximal erregte Tiere (auch „freudig-erregt“ wie z.B. in Erwartung von Nahrung, nicht nur „ängstlich-erregt“) richten den Schwanz mehr oder weniger auf (1—6); zahme Tiere können ihn während des Fressens sogar flach auf den Boden auflegen (6), wobei leichtere Erregungen durch minimale Schwanzkrümmung gekennzeichnet sind (5); im Extremfall wird der Schwanz direkt auf den Rücken geschlagen (3); solche Schwanzhaltungen kann man in verschiedenen Situationen beobachten: beim Fressen, beim erregten Sichern, bei Unsicherheit usw.

Neben diesem optisch-statischen Ausdruck existiert ein optisch-dynamischer: bei sehr starken Erregungen (meist gegenüber Feinden) tritt vertikales Schwanzschlagen entweder bei erhobenem (9) oder bei gesenktem Schwanz (10) auf (die Pfeile geben die Ausschlagsdimensionen an) (siehe dazu auch EIBL-EIBESFELDT 1951 a).

Eine Reihe ähnlicher Ausdruckserscheinungen beschreibt LINGDALE (1946) beim kalifornischen Erdhörnchen (*Citellus beecheyi*).

Ausdruck der Aufregung sind auch das vertikale Schwanzschlagen bei *Marmota marmota* (Bopp 1952, p. 101) und die horizontalen Zitterbewegungen bei manchen anderen Nagern (z. B. Hausmaus, Gelbhalsmaus). Bei Hörnchenartigen und kleineren Carnivoren (Marder) kann man meist auch Spreizen der Schwanzhaare beobachten.

II. SCHWANZHALTUNGEN UND -BEWEGUNGEN ALS ARTMERKMALE

Jede Schwanzhaltung oder -bewegung ist bis zu einem gewissen Grad Ausdruck einer Art- oder Gruppenzugehörigkeit. Was ich hier in den Vordergrund stellen möchte, sind einige typische Beispiele von Haltungen und Bewegungen, die jeweils allen Individuen mehr oder weniger in beiden Geschlechtern zukommen und nicht als Ausdruck einer Erregung auftreten. Ich will solche Schwanzverhaltensweisen vorläufig als „Normalhaltungen“, resp. „Normalbewegungen“ bezeichnen: sie charakterisieren die Art wie irgendein morphologisches Merkmal.

1. Das vertikale Schwanzwippen bei Vögeln (als Beispiel für arttypische Schwanzbewegungen);
2. Die Schwanzhaltung bei Halbaffen und Affen (als Beispiel für arttypische Schwanztragarten).

1. Die Angaben über schwanzwippende Vögel sind in der Literatur im allgemeinen so ungenau, dass ich vorläufig lediglich etwas über unsere einheimischen auszusagen wage.

Zu den Dauerwippern dürfen wir mit Sicherheit folgende Vogelarten zählen:

- Weisse Bachstelze (*Motacilla alba*).
- Gebirgsbachstelze (*Motacilla cinerea*).
- Schafstelze (*Motacilla flava*).
- Hausrotschwanz (*Phoenicurus ochruros*).
- Gartenrotschwanz (*Phoenicurus phoenicurus*).
- Wasserpieper (*Anthus spinoletta*).
- Brachpieper (*Anthus campestris*) (nach FEHRINGER 1931 und WITHERBY/HOLLOM 1952).
- Grauer Steinschmätzer (*Oenanthe oenanthe*).
- Wasseramsel (*Cinclus cinclus*).
- Flussuferläufer (*Actitis hypoleucos*).

Das Wippen kann zeitweise kurz unterbrochen werden, namentlich wenn „gesichert“ wird. Das Ruhighalten der Schwänze bei den oben genannten Vögeln ist darum meist Ausdruck der Gespanntheit und Aufmerksamkeit.

Bemerkenswert ist die Tatsache, dass auch eine relativ kurzschwänzige Art, wie die Wasseramsel, zu den Wippern gehört. Einige Beobachtungen an Weissen Bachstelzen zeigen noch ein paar Einzelheiten über das vertikale Schwanzwippen:

Gewippt wird während des Gehens, Fressens und Putzens, am intensivsten jeweils unmittelbar nach einer Landung (durchschnittlich 5—7 mal, an Intensität abnehmend). Es werden immer wieder Pausen von 1 bis mehreren Sekunden eingeschaltet. Nicht gewippt wird während des Fliegens, in Momenten grösster Aufmerksamkeit und beim Ausruhen.

2. Fig. 22 gibt eine Zusammenstellung einiger Schwanztragarten bei Halbaffen und Affen. (Beobachtet wurden rund 150 Individuen von 25 Arten.) Diese psychisch indifferenten „Normalhaltungen“ sind bis zu einem gewissen Grad, abgesehen von leichten, individuellen Abweichungen, ebenfalls Artmerkmal, das nur in Situationen der Sicherheit zur Demonstration gelangt.

Die dargestellten Schwanztragarten kennzeichnen den stehenden oder gehenden Affen; sie sind Artkennzeichen und besitzen einen zusätzlichen Darstellungswert im Sinne PORTMANN'S (1948 a).

Lemur macaco, der normalerweise seinen Schwanz erhoben trägt, rollt ihn in Situationen der Unsicherheit (Erschrecken, Flucht usw.) ventral ein. Hier ist also der eingerollte Schwanz Ausdruck einer momentanen Stimmung, der aufgerichtete hingegen die artgemässe Normalhaltung.

Während in den besprochenen Fällen die individuelle Abweichung von der Normaltragart im allgemeinen eine sehr geringe ist, kann sie bei anderen Tierarten sehr gross sein, so besonders bei langschwänzigen Feliden (Fig. 20).

III. DER SCHWANZ IN SEINER BEZIEHUNG ZUM ANALPOL.

Fig. 23 zeigt eine schematische Darstellung der verhaltensmässig relevanten Organe und Körperöffnungen am Analpol des höheren Säugetiers:

1. Der Schwanz als dynamisches Ausdrucksorgan (Horizontal-, Vertikal- und Pendelbewegungen); er ermöglicht Verbergen oder zur Schau-Stellen der Anal-Genital-Zone.
2. Dorsalseite des Schwanzes (oft semantisch gefärbt und speziell behaart).

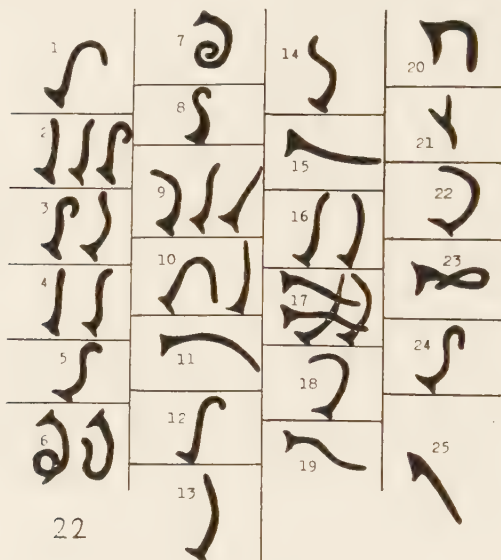


FIG. 22.

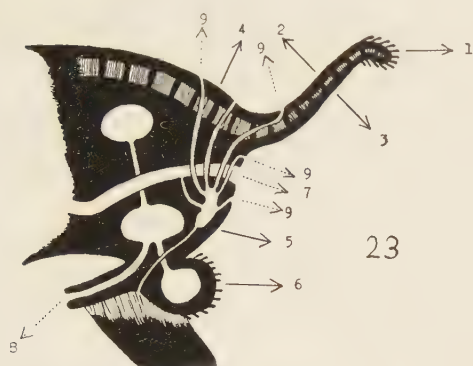
Schwanztragarten als Artmerkmale bei Halbaffen und Affen; sie charakterisieren den stehenden oder gehenden Affen in Situationen der Sicherheit:

Prosimiae: *Lemuridae*: *Lemur catta* (1), *L. macaco* (2), *L. fulvus* (3), *L. rufifrons* (4), *L. mongoz* (5).

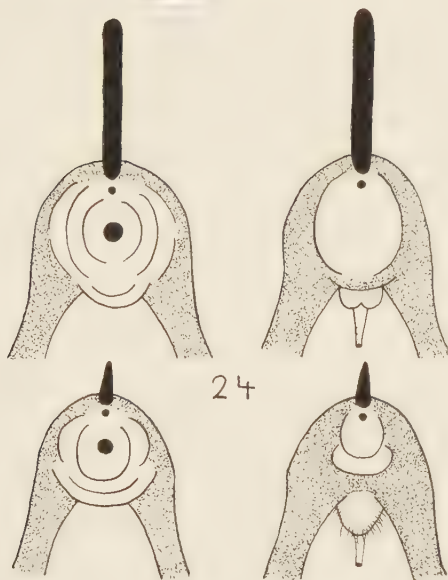
Simiae: *Cebidae*: *Saimiri sciureus* (6), *Cebus apella* und *C. capucinus* (7), *Ateles belzebuth* (8).

Cercopithecoidea: *Cercopithecus aethiops* (9), *C. mona* (10), *C. schmidtii* (11), *C. nictitans* (12), *C. callitrichus* (13), *Cercocebus chrysogaster* (14), *C. albigena* (15), *C. torquatus* (16), *C. aethiops* (17), *C. aterrimus* (18), *Erythrocebus patas* (19), *Papio papio* und *P. porcarius* (20), *P. leucophaeus* und *P. sphinx* (21), *Colobus polycomus* (22), *Semnopithecus entellus* (23) (nach HILL 1938), *S. priamus* (24) (nach HILL 1938), *Presbytis melalophus*, *Kasi vetulus*, *K. johnii*, *Trachypithecus obscurus* und *T. cristatus* (25) (nach HILL 1938).

3. Ventralseite des Schwanzes (meist hell gefärbt wie die Anal-Genital-Zone).
4. Circumcaudale Zone (oft semantisch gefärbt).
5. Anal-Genitalzone mit semantischer Färbung, die beim Hochhalten des Schwanzes zur Wirkung kommt; beim erregten Rhesusaffen z.B. wird das Rot dieser Zone viel intensiver; erinnert sei an die



23



24

FIG. 23-24.

23. Die verhaltensmässig relevanten Organe und Körperöffnungen am Analpol des höheren Säugetiers (ausgezogene Pfeile: optische Wirkung, punktierte Pfeile: olfaktorische Wirkung: 1) Schwanzbewegungen; 2) Dorsalseite des Schwanzes; 3) Ventralseite des Schwanzes; 4) Circumcaudale Region; 5) Anal-Genital-Zone; 6) Scrotum; 7) Anus; 8) Urogenitalöffnung; 9) Drüsenöffnungen.
24. Analgesichter beim langschwänzigen *Papio papio* (oben) und beim kurzschwänzigen *Papio sphinx* (unten); links ♀♀, rechts ♂♂; die weissen Partien sind leuchtend rot.

während der Brunft aufschwellenden, leuchtend roten Genitalpolster bei ♀ Affen (*Papio*, vgl. Fig. 24).

6. Das Scrotum kann gestaltlich und farbmässig relevant sein. Die Scrotumfärbung ist neben auffälligen Afterzeichnungen bei Meerkatzen geradezu Artmerkmal: grün bei *Cercopithecus callitrichus*, diverse Blauvarianten bei *C. aethiops*, *C. cynosurus* und *C. pygerythrus*; das Scrotum bei *Papio sphinx* ist mit langen hellroten Haaren besetzt (siehe Fig. 24: Analgesichter bei *Papio*-Arten).
7. Anus: Ausstossung des evt. der Markierung dienenden Kotes oder Rectaldrüsensekretes.
8. Urogenitalöffnung: Ausstossung des evt. der Markierung dienenden Urins und der Geschlechtsprodukte (Sperma).
9. Rücken-, Schwanz-, Anal- und Genitaldrüsenöffnungen: Ausscheidung von Sekreten.

Diese optischen und olfaktorischen Wirkweisen sind im sozialen Funktionskreis eingeordnet und auf die Fernsinnesorgane der Artgenossen abgestimmt. Die überaus reiche Gestaltung des analen Pols steht in direktem Zusammenhang mit der Cephalisation bei höher organisierten Tieren (Bipolare mimische Ausprägung). Hier sei auf die Cerebralisationsstudien von PORTMANN (1939, 1946/8, 1948, 1948 a, 1951) hingewiesen.

IV. ZUR FRAGE DER FUNKTIONELLEN WERTIGKEIT DES SCHWANZES

Es scheint notwendig und zweckmässig, im Anschluss an diese Studie über den Wirbeltierschwanz dieses Körperorgan, das einen wesentlichen, z.T. dynamischen Teil des Analpols darstellt, einer funktionellen Wertung zu unterziehen.

Da aber Werturteile in einer biologischen Arbeit bei manchen Biologen verpönt sind, wird es nötig sein, zunächst das — wie mir scheint — wissenschaftlich zulässige und sogar zu fordernde Werturteil im biologischen Bereich etwas zu präzisieren.

Im Begriff der funktionellen Wertigkeit anerkennen wir eine Hierarchie der Funktionen innerhalb einer gestaltlichen Differenzierungsreihe des Organischen. „Ranghöhe der Organismen ist eine Grundtatsache“ (PORTMANN 1953). Das Wort „Wert“ bedeutet in diesem Sinne nicht „mehr oder weniger wert“ für den betreffenden Organismus, sondern „mehr wert“ oder „mehrwertig“ heisst weiter entfernt von der Elementarfunktion, d. h. mit zusätzlichen Funktionen versehen. Prinzipiell liegen also ähnliche Verhältnisse vor wie bei der Bestimmung der morphologischen Wertigkeit eines

Körperorgans durch den „Abstand von den ursprünglichen ontogenetischen Formzuständen“ (PORTMANN 1948, p. 20). Von diesen Wertigkeitskriterien gehen wir bekanntlich auch aus, wenn wir Tierformen in „höhere“ oder „niedere“ klassieren. Die Bestimmung der morphologischen und der funktionellen Wertigkeit ist an ähnliche Regeln gebunden wie diejenige der chemischen Wertigkeit, wo ein Element mehr oder weniger „wertig“ ist, je nachdem eines seiner Atome mehr oder weniger Wasserstoffatome bindet oder ersetzt.

Es kann kaum ernsthaft daran gezweifelt werden, dass ein Organ mit mehreren Funktionen das reichere, in unserem Sinne mehrwertige, differenziertere, aber auch zentral-nervös anspruchsvollere sein muss als ein weniger leistungsfähiges. Die Beurteilung der Differenzierungshöhe (Ranghöhe) eines Tieres ist darum auch nur möglich, wenn die volle Leistungsfähigkeit sichtbarer Körperorgane geprüft und mitberücksichtigt wird. Es mag aus dem bis jetzt Gesagten hervorgehen, dass Urteile über Wertigkeiten auch in biologischen Belangen auf wissenschaftlich einwandfreie Weise gewonnen werden können und sie an keine moralischen oder ästhetischen Grundauffassungen geknüpft zu sein brauchen.

Wir haben den Schwanz als einen die Erscheinung des Tiers wesentlich mitbestimmenden Faktor kennengelernt; vom umfassendbiologischen Standpunkt aus wäre es also ungenügend, nur das Mechanische, unmittelbar zur eigenen Erhaltung Dienende sehen zu wollen, wie GRABER (1886) oder BOULENGER (1927, p. 206), z. T. auch MERTENS (1921). BOEKER (1935, p. 141/2) schrieb:

„Die erste Voraussetzung für Verlust des Schwanzes ist also das Auftreten von gleichzeitigen Bewegungen der hinteren Extremitäten. Wie es einleuchtend ist, dass Hunde als Läufer zur beweglichen Lende einen Schwanz nötig haben, so ist auch verständlich, dass die eines Renngalopps fähigen Huftiere den Schwanz als Balancier- und Steuerorgan reduzieren, oder ihn nur noch als Abwehrmittel gegen Insekten benutzen.“

Mir scheint diese Argumentation weder „einleuchtend“ noch „verständlich“; es gibt unter den Affen springende Formen mit reduziertem Schwanz, unter unseren Haushunden stummelschwänzige Läufer (etwa Boxer, Schnauzer, Pinscher); in hohem Masse gilt dies gerade auch für viele kurzschwänzige Huftiere, deren

Schwänze als Steuer- und Balancierorgane praktisch kaum mehr von Bedeutung sind. Andererseits erinnere ich an den merkwürdig grossen und ausladenden Borstenhaarschwanz des schwerfälligen Ameisenbären (*Myrmecophaga*). Wenn wir — wie BOEKER — von einem Aspekt aus bewerten, ergeben sich wohl gewisse Richtlinien und Regelmässigkeiten, nie aber „einleuchtende“, selbstverständliche Gesetzmässigkeiten. BOEKER stellt hier eine deutliche Wertigkeitsskala für einige Schwanzfunktionen auf: Lokomotionsorgan — Balancierorgan/Steuerorgan — nur noch Abwehrorgan. Wenn man aber bedenkt, in welcher eminenten Weise gerade bei den evoluierten Tierformen der Schwanz Organ des Ausdrucks und der Darstellung sein kann, muss eine derartige funktionelle Wertung als extrem einseitig bezeichnet werden.

Den Grundgedanken einer sinnvollen biologischen Wertung hat BUYTENDIJK (1928, p. 402) ausgesprochen: „Das Organische... ist nicht nach seiner grösseren oder geringeren Zweckmässigkeit zu ordnen, sondern nach seinem grösseren oder geringeren Reichtum“. Dies bezieht sich sowohl auf das Gestaltliche als auch auf das Funktionelle; dieser Reichtum, nicht die Zweckmässigkeit, bestimmt schliesslich den vollen Erscheinungswert einer organischen Bildung.

Eine vergleichend-funktionelle Bewertung des Schwanzes bei Wirbeltieren kann nicht unternommen werden ohne steten Seitenblick auf die phylo- und ontogenetische Gestaltsentwicklung der Organismen in ihrer Gesamtheit. Der beim Fisch noch in den Fortbewegungsapparat eingegliederte Schwanz (primäre, individuelle Funktion) ist beim höheren Säuger, weil lokomotorisch bedeutungslos, nicht einfach zum „nur Fliegenwedel“ reduziert worden; im Gegenteil: Der Schwanz als ein der lokomotorischen Funktionen ledig gewordenes Körperorgan ist für die Übernahme gänzlich anderer, durch die gestaltliche und psychische Differenzierung wichtig gewordener Funktionen freigeworden. Er wird eingegliedert in interindividuelle und interspezifische Funktionskreise und dient dem gegenseitigen „Sichverstehen“ (sekundäre, überindividuelle Funktion). Durch ein sehr lebhaftes Formenspiel (Aufstellen, Spreizen von Haaren und Federn), d. h. durch Veränderungen der Grundformen wird die Mannigfaltigkeit der Ausdrucksweisen enorm gesteigert. Es braucht nicht immer eine Funktionsablösung stattzufinden; sekundäre können neben den primären Funktionen bestehen.

Ich erinnere noch einmal an das Pfauenrad, jenes „aesthetische“ männliche Merkmal (HESSE-DOFLEIN 1935), um die unumgängliche Rolle sekundärer Organfunktionen zu zeigen: hier wird der Schwanz zum Schauapparat, der unbedingt notwendig ist, um bei einem Artgenossen eine bestimmte Stimmung (Begattungsbereitschaft) zu erreichen und bestimmte Reaktionen auszulösen. Wir haben seinerzeit auch gesehen, dass das Radschlagen sogar im Zusammenhang mit dem interindividuellen Abwehrverhalten (Territoriummarkierung) stehen kann. Noch frappanter erscheint vielleicht die gestaltliche Veränderung des balzenden Leierschwanzes (*Menura*), wenn er seinen Schwanzschleier darbietet. Solche Strukturen bestehen ja nie für sich allein; sie sind zentral-nervös verankert und gesteuert. Zu einer bestimmten Struktur gehört ein bestimmtes Verhalten; zu diesem jeweils eine besondere Stimmung. Aber auch überall da, wo solche Zeremonielle nicht in derart — vom Menschen aus gesehen — auffälliger und üppiger Pracht ablaufen, sind sie trotzdem ebenso wesentliche und ernst zu nehmende Verhaltensweisen mit gleichem Effekt (Schwanzwippen, -bewegung, -federnspreizen usw.).

Kein Organ der sichtbaren tierlichen Gestalt kann nur von einem Aspekt aus beurteilt werden. Erst die Vielfalt der Betrachtungsweisen lässt die Komplexität eines Organismus in ihrem vollen Umfang erscheinen. Es sei hier noch einmal die tierpsychologisch wesentliche und nicht gering zu achtende Tatsache hervorgehoben, dass Regelmässigkeiten des Tierverhaltens stets eine mehr oder weniger grosse Variationsbreite aufweisen; diese ist ihrerseits bedingt durch eine gewisse psychische Plastizität, die im allgemeinen zunimmt mit fortschreitender gestaltlicher Differenzierung. Der Ausdruck „Reaktionsnorm“, mit dem die genetische Forschung das Verhalten von Rassen-Merkmalen bezeichnet, könnte somit auch innerhalb der deskriptiven Verhaltensforschung Verwendung finden. Durch die individuelle Variation erfährt der Norm-Begriff auch in der Tierpsychologie eine bedeutende Erweiterung. Der Biologe wird demnach mit dem Wort „Gesetzmässigkeit“ sehr sparsam umgehen und jeweils zunächst den zurückhaltenderen Terminus „Regelmässigkeit“ wählen müssen. Eine solche Bemerkung scheint umso mehr gerechtfertigt als heute Human- und Tierpsychologie in eine Phase weitgehender Popularisierung getreten sind, die derartigen Begriffsverwässerungen gerne Vorschub leistet.

Weit über das Zweckmässige hinaus gehen die Formgestaltungen, die wir als „Artmerkmale“ kennengelernt haben. BUYTENDIJK (1928) spricht von „Seinswert“ oder „Eigenwert“ des Organischen: „Das primär wesentlich Organische bleibt immer der rein demonstrative Seinswert“ (p. 400). PORTMANN (1948 a, 1953) fasst dieselbe Erscheinung als „Darstellungswert“ oder „Selbstdarstellung des Organismus“ auf, hebt die besondere tierliche Seinsweise — die „Innerlichkeit“ — hervor und zeigt die Regel tierlicher Gestaltung: „alles Erscheinende trägt bei höherer Organisation die besonderen Gestaltmerkmale der Sichtbarkeit, einer eigentlich visuellen Struktur“ und „Die Erforschung der Gestalt muss daher auch die Erforschung der Selbstdarstellung des Organismus sein, ja, sie muss dies sogar in erster Linie sein“.

Darstellungsorgane stellen in ihrer Art neue wissenschaftliche Probleme. Wenn auch als Ausdruck der schöpferischen Möglichkeiten des Organischen in ihrem tiefsten Sinn unverständlich, können solche Strukturen dem Biologen nicht unwichtig, nicht als wertloses Spiel der Natur erscheinen. Sie sind Rätsel, mit denen sich jede Epoche des biologischen Denkens wieder neu auseinanderzusetzen hat. Man wird sich heute kaum mehr abfinden können mit der WALLACE'schen Behauptung (1891), dass die vielen Farben im Tierreich „keine andere Erklärung erheischen als die Farbe des Himmels oder des Meeres, des Rubins oder Smaragds“. Man sucht heute nicht nur nach physikalischen und nach chemischen, sondern auch nach biologischen Erklärungen. Wir wissen sogar, dass nicht nur primär äusserliche Organe, wie der Schwanz, sondern auch „Bildungen, wie Zähne oder Keimdrüsen, die primär der Innenseite der Organisation eines Tieres angehören, bei ranghohen Formen zu Merkmalen der Gestalt werden“ können (PORTMANN 1953).

Wir beachten die terminologische Sonderung: die Darstellungsfunktion ist nicht mehr Ausdruck i.e.S., nicht Kundgabe innerer Stimmungen; sie ist etwas völlig Neues und ordnet sich nicht nach Zweckmässigkeiten. Es geht heute in der Biologie vor allem darum, am gestaltlichen Reichtum nicht achtlos vorbeizugehen, sondern ihn als etwas spezifisch Organisches zu werten. Wir heben darum noch einmal die reiche gestaltliche Differenzierung des analen Pols bei höheren Wirbeltieren hervor, wo sich Organe (ähnlich wie im Kopfgebiet) zu einem wirksamen Bild zusammenfügen (Schwanz, Kruppe, Genitalzone, Scrotum usw.) und verfolgen kurz ein Stück

weit einen solchen Differenzierungsprozess innerhalb der Gruppe der Eutheria.

Bei den vorwiegend olfaktorisch oder akustisch (d. h. nicht optisch) orientierten Formen (etwa den Insectivoren, Chiropteren, Rodentien) begegnen wir keiner auffälligen Anal-Genital- oder Schwanzgestaltung; es sind die vielen uns vertrauten „Mäuse- und Buschschwänze“, die mit der Anal-Genitalregion in keiner direkten Beziehung stehen. Erste Anzeichen einer Entfaltung auffälliger Analgestaltung finden sich bei zwar noch olfaktorisch, z. T. aber auch schon optisch orientierten Lagomorphen, bei *Procavia* unter den Subungulaten, in steigendem Masse bei den Musteliden, Caniden und Feliden unter den Carnivoren, bei den Suiden unter den Ungulaten und den Lemuren unter den Primaten (verschiedene Schwanzhaltungen bei allerdings ziemlich homogener Gestaltung). Bei den hauptsächlich optisch orientierten Gruppen kann die Analgestaltung äusserste Entfaltung erreichen (z.B. bei vielen Boviden, Cerviden, Giraffiden und Equiden unter den Ungulaten, bei den Cercopitheciden unter den Primaten). Wir erinnern uns noch einmal an *Cercopithecus pygerythrus*, der, wenn er seinen Schwanz erhebt, ein eindruckliches Analbild zur Schau trägt: ein blaues Scrotum, eingerahmt von weissen Haaren, oder an die komplizierten analen Verhaltensweisen bei den *Papio*-Arten. Das Bild wird vielleicht etwas vollständiger, wenn wir bedenken, dass gerade die Vögel als Ganzes, unter denen wir die auffälligsten Schwanzfederbildungen antreffen, jener letztgenannten Gruppe optisch orientierter Tiere angehören. Noch ein zweites Faktum gewinnt in diesem Zusammenhang an Bedeutung: Die Cephalisationsstudien von PORTMANN (1939, 1948, 1948 a, 1951, 1953) ergeben, dass die Indices des Neopalliums mit zunehmender optischer Gestaltung stets grösser werden. Optisch wenig gestaltete Tierformen zeigen geringere neopalliale Entwicklung und Differenzierung als optisch reich gestaltete; es ergibt sich dabei eine ähnliche Reihenfolge von Tierformen wie oben.

Es scheint in diesem Zusammenhang gerechtfertigt, das Problem der hypertelen- oder Luxusbildungen kurz kritisch zu beleuchten. Wenn wir hinsichtlich solch reicher Formbildungen von Luxus sprechen (in unserem Falle den Schwanz als luxurierendes Organ bezeichnen, d. h. als ein über das absolut Notwendige und Zweckmässige hinausgehender Körperteil) so könnte

es scheinen, wir wüssten über Wert (bzw. Unwert) und Bedeutung solcher Phänomene endgültig Bescheid. Auch die Bezeichnung „hypertelisch“ setzt eine gewisse Einsicht in das sinnvolle Ende (telos) voraus. Wir degradieren ein Phänomen damit zur nebensächlichen Begleiterscheinung der Natur, die nicht in den Rahmen einer wissenschaftlichen Erforschung hineingehört. Dass dabei zur Bezeichnung solch komplexer Sachverhalte ein mit vielen Vorurteilen behafteter Terminus aus dem Bereich des Humanen angewendet wird, hilft die Unzulänglichkeit verstärken. Eingehender hat sich KRIEG (1937) mit dem Problem der Luxusbildungen bei Tieren beschäftigt. Für ihn sind sie Eigenschaften ohne Notwendigkeit für die Erhaltung von Individuum und Art und entstehen durch Überschuss an Nahrung. Er bezeichnet solch „hypertele“ Bildungen (z. B. gewisse Hörner und Geweihe, übermässiges Haarwachstum bei Affen und Löwen, unnötige Federbildungen, langschwänzige Vögel, evt. Färbungen und Zeichnungen) als „sichtbare Gewebekomplexe, von welchen wir beobachtungsgemäss überzeugt sind, dass sie für die Erhaltung der Art und des Individuums zwecklos, aber... vorläufig noch ohne Schaden tragbar sind“. Nicht nur Gestalten können „luxurieren“, sondern auch Bewegungen. KRIEG spricht von unnötiger, sinnloser Muskeltätigkeit, die unterbleibe, wenn sich die Lebenslage wesentlich verschlechtere (etwaspielerischer Bewegungstrieb gewisser Affen, Springanfälle bei Antilopen, Brüllen der Brüllaffen, Schreien vieler Papageien). Wenn wir beim Tier all das abstreichen, was hier als „Luxus“ auftritt und „abgewertet“ erscheint, dann bleibt die physiologische Maschinerie übrig, wie sie das mechanistische Weltbild früher gerne konstruiert hat. Die Gestalt- und Verhaltensforschung der letzten Jahrzehnte kommt allerdings zu anderen Resultaten: sie zeigt uns die zentrale Bedeutung solch sichtbarer („luxurierender“) Organe in ihrer Beziehung zum Milieu, in ihrem überindividuellen Funktionszusammenhang; noch mehr: sie weist darauf hin, dass es organismische Leistungen gibt, die vom rein zweckmässig-physiologischen Standpunkt aus überhaupt nicht mehr erfasst werden können, deswegen aber keineswegs den Stempel des „vorläufig noch Tragbaren“ tragen. Tierliche Formgestaltungen, da wo wir sie in ihrem tiefsten Sinne nicht oder noch nicht verstehen, mit dem Worte „Luxus“ abtun zu wollen, wäre, wie wenn wir das menschliche Kunstschaffen als Luxurieren unseres Geistes bezeichnen wollten. In beiden Fällen

besitzt das Wort „Luxus“ abwertenden Charakter und sieht der Gleichgültigkeit nicht unähnlich, mit der man früher solche Tatsachen einfach übergangen hat. Die Tatsache, dass Tiere in schlechter Lebenslage (KRIEG) „hyperteler“ Tätigkeiten entbehren und trotzdem leben und sich vielleicht noch fortpflanzen, ist für den Biologen noch kein Beweis für die Auffassung, sie seien beim Normaltier überflüssig oder sogar sinnlos.

Es mag einleuchten, dass beispielsweise der Fettschwanz der Dickschwanzschafe in direkter ernährungsphysiologischer Korrelation zum gesamten Organismus steht.

Meines Erachtens steht die Grosszahl sogenannter „hyperteler“ Strukturen und Tätigkeiten in keiner derartigen Korrelation; sie liegt auch nicht gerade noch im Bereich des Tragbaren, sondern ist für Individual- und Arterhaltung zum Teil unbedingt notwendig. Auch GUENTHER's Auffassung (1905, 1909) ist zweifellos zu eng, wenn er — allerdings im Hinblick auf den Geschlechtsdimorphismus — „hypertele“ Bildungen bei Männchen als Abschreckmittel im Rivalenkampf bezeichnet; gleiches gilt für diejenige LEBEDINSKY'S (1918): „Ich bin nämlich der Ansicht, dass wir vom selektionistischen Standpunkt aus erst dann die geschlechtliche Zuchtwahl und den auf ihr beruhenden Sexualdimorphismus richtig bewerten können, wenn wir die Frage nach deren Nutzen für die Arten als solche stellen“; den Nutzen sieht er in einer „fortwährenden Verbesserung des allgemeinen Gesundheitszustandes der Arten“.

Die Gestaltforschung darf nicht die methodisch notwendige analytische Betrachtung zur Forderung schlechthin erheben, denn ein tierlicher Organismus ist stets mehr als ein Konglomerat von Teilen und Teilchen. Wenn wir mit dem Blick aufs Ganze bewerten, wird der Schwanz innerhalb der aufsteigenden Wirbeltierreihe keine Abwertung, sondern eine Höherwertung erfahren dürfen. Beim höheren Säuger kommt dem Schwanz eine ebenso grosse Bedeutung zu wie beim Fisch, nur in ganz anderem Sinne und zu anderen Zwecken; während dieser sich damit einfach fortbewegt, tut sich jener vermittels des Schwanzes kund: in diesem zweiten Fall ist der Schwanz in ein sehr kompliziertes Zusammenspiel von sozialen und interspezifischen Beziehungen eingeordnet, wie sie beim niederen Tier in solcher Intensität gar nicht möglich sind. Mit zunehmender gestaltlicher und psychischer Differenzierung steigt auch der funktionelle Wert des Schwanzes als Ausdrucks-

organ. Die Ausdrucksfunktion ist beim höheren Wirbeltier überhaupt die Hauptfunktion, während die mechanischen, vegetativen und animalischen (sofern sie noch bestehen) zu Nebenfunktionen werden.

In diesem Lichte tritt die Bewertung der Schwanzfunktionen in einen ganz anderen Sinnzusammenhang: an Stelle eines einfachen Abbaus wegen Nichtgebrauch, wie es die rein physiologische Auffassung postuliert, tritt ein komplizierter Umbau zu anderen Verwendungsmöglichkeiten (ein echter Funktionswechsel); und letztlich bildet der Schwanz einen Teil jener Darstellungsfunktionen, die uns im Tierreich auf Schritt und Tritt als grossartige Rätsel begegnen. „Aber erst an dieser Grenze des wissenschaftlich Sagbaren zeigt sich uns auch die Eigenart der Tiergestalt“ (PORTMANN 1948 a, p. 240). Wenn hier die Naturwissenschaft die Grenzen des naturphilosophischen Denkens tangiert und in dieser Zone zwischen Wissen und Glauben einen kurzen Moment rastet und Rückschau hält, so tut sie das nur, um sich der unabsehbaren Weite des Organischen bewusst zu werden und sich von der Idee frei zu machen, sie habe ein endgültiges, abschliessendes Urteil gesprochen und das Sein des Organischen damit erklärt. Die Anerkennung solcher Grenzen gehört mit zum biologischen Arbeiten.

Wir haben in unserem Zusammenhang ein einzelnes Körperorgan herausgegriffen und seine biologische Bedeutung zu zeigen versucht; man wird sich aber stets vor Augen halten müssen, dass ein solches Organ Glied eines Ganzen ist und erst in Beziehung zu diesem Ganzen verstanden werden kann. Darum ist innerhalb dieser Arbeit immer wieder der Versuch gemacht worden, die analytische Betrachtung durch den Blick aufs Ganze nach Möglichkeit zu ergänzen.

E. ZUSAMMENFASSUNG

Diese vorwiegend auf phänomenologischer Arbeitsweise basierende Untersuchung will einen Überblick über die Schwanz-

funktionen bei Wirbeltieren vermitteln. Wir unterscheiden mechanische, vegetative, animalische und psychische Funktionen, wobei den letzteren grössere Beachtung geschenkt wird. Wir verstehen unter Ausdruck alle Manifestationen innerer Zustände des Tieres, also nicht nur interindividuelle und interspezifische Beziehungen stiftende Erscheinungen.

Zum Studium der Greiffähigkeit des Klammeraffenschwanzes werden Experimente durchgeführt: Die Präzision der Schwanzbewegungen beim Materialergreifen hängt von der jeweiligen Übung ab; Voraussetzungen sind entsprechende Futterdarbietung und Erreichung eines gewissen Grades von Zahmheit. Der Schwanz dieser Tiere ist in erster Linie Organ der Lokomotion und der Sicherung, kann aber sekundär Ausdrucksfunktion erwerben (Betteln).

Beobachtungen von insektenabwehrenden Schwanzbewegungen bei Pferden und Damhirschen ergeben das dabei auftretende Verhalten des gegenseitigen „Profitierens“.

Es wird die Temperaturabhängigkeit verschiedener Schwanzhaltungen und -bewegungen beim Zebra gezeigt. Rhythmische Schwanzbewegungen bei Säugern scheinen ganz allgemein wärmeregulatorischen Charakter zu besitzen; in diesem Zusammenhang werden statistische Beobachtungen über Ausdruckserscheinungen bei Pferden gegeben.

Schwanzerektionen während der Defäkation und der Miktion bei Säugern treten nicht unbedingt automatisch auf, sondern können in bestimmten Situationen (z. B. Scheuheit, Fütterung) willkürlich unterdrückt werden.

An der Schwanzgestik bei Huftiersäuglingen werden die mehr oder weniger gruppentypischen Schwanzverhaltensweisen demonstriert; wir erhalten eine aufsteigende Reihe von ausdrucksarmem zu ausdrucksreichem Schwanzverhalten (*Equidae*, *Suidae*, *Cervidae*, *Bovidae*).

Im Schwanzverhalten brünftiger weisser Ratten zeigt sich ein deutlicher Geschlechtsunterschied.

Bei vielen Affen und Huftieren tritt während des Sexualverhaltens ein Funktionswechsel des Schwanzes ein: Vorphase (Balz mit psychischer Schwanzfunktion), Begattung (mechanische Schwanzfunktion) und Nachphase (psychische Schwanzfunktion).

Beim Pferd werden zwei extrem-sensible Zonen beschrieben: die circumcaudale Kruppenzone und das hintere Flankengebiet.

Die Begriffe Abwehr, Drohung und Warnung werden präzisiert: Drohung = Abwehr, Warnung = Alarmierung.

Am Analverhalten der Hundsaffen wird das Problem der Inferioritätsreaktionen gestreift.

Das Markierungsverhalten beim Wolf und beim Pfau wird beschrieben.

Das Schwanzschütteln der Enten und Gänse wird als Überraschungsbewegung mit Abwehrcharakter gedeutet.

Schwanzautotomie bedeutet willkürliche Selbstverstümmelung; von Schwanzhautautotomie darf bei Nagern nicht gesprochen werden, weil es sich dabei bloss um einen unwillkürlichen Verlust eines Teiles der Schwanzhaut bei schwachem Zug durch den angreifenden Feind handelt. Messungen bei Mäusen und Haselmäusen ergaben u. a., dass individuelle Schwanzverlängerung in erster Linie auf Verlängerung, nicht auf Vermehrung der Wirbel zurückzuführen ist. Schwanzautophagie bei Nicht-Nagern ist meist gefangenschaftsbedingt. An den Fluchtreaktionen werden die artspezifischen Verhaltensweisen gezeigt; andererseits kommen aber individuelle Eigenschaften (z. B. Zahmheit) in der Schwanzhaltung zum Ausdruck.

Das Schwanzwippen der Feldhasen bildet kein Kriterium zur Bestimmung der Geschlechter.

Neugeborene Hausschweine zeigen bereits die Fähigkeit zur Schwanzringelung; Links-, bzw. Rechtsringelung ist angeboren und wird zeitlebens beibehalten; jeder Schweineschwanz kann in bestimmten Situationen vollständig gestreckt, hängengelassen oder eingezogen werden. Es wird das Schwanzverhalten sterbender Schweine beschrieben.

Die häufigsten Haltungen und Bewegungen des Felidenschwanzes werden kurz skizziert.

Schwanzhaltungen und -bewegungen können Ausdruck von Aufregungszuständen sein (Rallen, Eichhörnchen) oder als Artmerkmale mit zusätzlichem Darstellungswert auftreten (gewisse wippende Vögel, Halbaffen und Affen).

Die interindividuellen und interspezifischen Wirkweisen des Anals werden kurz beleuchtet.

In einem abschliessenden Kapitel werden die Frage der funktionellen Wertigkeit des Schwanzes geprüft und das Problem der „Luxusbildungen“ kritisch beleuchtet. An Stelle eines einfachen

Abbaus wegen Nichtgebrauch tritt ein komplizierter Umbau zu anderen Verwendungsmöglichkeiten — ein echter Funktionswechsel.

F. NACHWORT

Es ist mir abschliessend ein grosses Bedürfnis, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Heini Hediger (Direktor des Zoologischen Gartens Basel), von ganzem Herzen zu danken; stets bekundete er ein lebhaftes Interesse für meine Untersuchungen und war mir auch beim Sammeln der Literatur behilflich.

Aber auch Herrn Prof. Dr. Adolf Portmann (Vorsteher der Zoologischen Anstalt der Universität Basel), der mir manchen Hinweis auf morphologischem Gebiet gegeben und sich immer für meine Arbeit interessiert hat, möchte ich an dieser Stelle danken.

Dank schulde ich ferner den Herren Professoren Dr. R. Geigy (Direktor des Schweizerischen Tropeninstitutes) und Dr. E. Handschin (Direktor des Naturhistorischen Museums Basel) für die freundliche Überlassung von Tiermaterial, meinen Kollegen und Freunden, mit denen ich manch unvergessliche Stunden auf zoologischen Exkursionen verleben durfte und nicht zuletzt meinen Eltern, die mir das Studium überhaupt ermöglicht haben.

G. LITERATUR

- ALLEN, G. M. 1918. *Fossil mammals from Cuba*. Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. 62.
- ANTHONY, H. E. 1928. *Field Book of North American Mammals*. New York-London.
- BAERENDS, G. P. & BAERENDS-VAN ROON, J. M. 1950. *An introduction to the study of the ethology of cichlid fishes*. Suppl. I. Behaviour.
- BARBOUR, T. 1921. *Aquatic skins and arboreal monitors*. Copeia, 97.
- 1934. *Reptiles and Amphibians*. Boston/New York.
- BENEDICT, F. G. & LEE, R. C. 1938. *Further observations on the physiology of the elephant*. J. Mamm. 19 (2), 175-194.
- BOEKER, H. 1935. *Einführung in die vergleichende biologische Anatomie der Wirbeltiere* (I). Jena.
- BOFF, P. 1949. *Kann sich eine Fledermaus vom flachen Boden erheben?* Tierfreund, 4.
- 1950. *Ein Beispiel von Verhaltenswandel bei einer gefangengehaltenen Lachtaube*. Die Vögel der Heimat, 12.
- 1952. *Eine Murmeltierkolonie im Nationalpark*. Schweiz. Naturschutz, 4.

- BOPP, P. 1952a. *Säugetiere als Nistkastenbewohner*. Die Vögel der Heimat, 11.
- 1952b. *Schwanzautotomie bei Säugetieren*. Leben und Umwelt, 5.
- 1953. *Zur Abhängigkeit der Inferioritätsreaktionen vom Sexualzyklus bei weiblichen Cynocephalen*. Rev. suisse de Zool. T. 60, Fasc. 3, Nr. 11.
- 1953a. *Röntgenaufnahmen zur Frage der Schwanzautotomie bei Reptilien*. Die Naturwiss. H. 22.
- 1953b. *Ein intra-uterin entstandener „Rattenkönig“ bei weissen Mäusen*. Acta Anat. 19, 305/8.
- 1954. *Betrachtungen zur Morphologie des Wirbeltierschwanzes*. Biol. Zbl. 73, H. 1/2.
- 1954a. *Der Schrei des Murmeltiers als akustische Territoriummarkierung*. Säugetierkundl. Mitt. (im Druck).
- BOPP, P. und LEMP, M. 1950a. *Zur Bedeutung des Murmeltierpiffes*. Tierfreund, 3.
- BOULENGER, E. G. 1927. *Animal mysteries*. London.
- BOURLIÈRE, F. 1951. *Vie et mœurs des Mammifères*. Paris.
- BRANDER, A. A. D. 1941. *Les bêtes sauvages de l'Inde centrale*. Paris.
- BREDER, C. M. 1926. *The locomotion of fishes*. Zoologica, IV (5).
- BREHM, A. 1911/16. *Brehms Tierleben*. Leipzig/Wien.
- BUYTENDIJK, F. J. J. 1928. *Anschauliche Kennzeichen des Organischen*. Phil. Anz. II (4).
- 1938. *Wege zum Verständnis der Tiere*. Zürich/Leipzig.
- CUÉNOT, L. 1907. *L'autotomie caudale chez quelques Mammifères du groupe des Rongeurs*. Comp. rend. Soc. Biol. 62, 174/6.
- DOR, M. M. 1937. *La Morphologie de la Queue des Mammifères dans ses rapports avec la locomotion*. Diss. Paris.
- EIBL-EIBESFELDT, I. 1951. *Gefangenschaftsbeobachtungen an der persischen Wüstenmaus (Meriones p. persicus)*. Z. Tierpsych. 8 (3), 400-423.
- 1951a. *Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung des Eichhörnchens (Sciurus vulgaris)*. Z. Tierpsych. 8 (3), 370-400.
- EIPPER, P. 1944. *Tierkreis der Liebe*. Olten.
- FEHRINGER, O. 1931. *Die Singvögel Mitteleuropas*. Heidelberg.
- FULTON, J. F. & DUSSER DE BARENNE, J. G. 1933. *The representation of the tail in the motor cortex of primates, with special reference to spider monkeys*. J. Cell. & Comp. Physiol. 2 (4), 399-426.
- GOEGL, H. 1930. *Zur Frage der Schwanzautotomie bei Nagern*. Z. Morph. Oekol. 19.
- GOTTLIEB, geb. von SANDEN, G. O. 1950. *Zur Kenntnis der Birkenmaus*. Zool. Jb. (Syst.), 79 (1/2).
- GRABER, V. 1886. *Die äusseren mechanischen Werkzeuge der Wirbeltiere*. Leipzig/Prag.
- GROMIER, E. 1948. *La vie des animaux sauvages de l'Afrique*. Paris.

- GUENTHER, K. 1905. *Zur geschlechtlichen Zuchtwahl*. Arch. f. Rassen- u. Gesellsch. biologie, 2.
- 1909. *Der Kampf um das Weib in Tier- und Menschenentwicklung*.
- GUILLAUME, P. & MEYERSON, I. 1931. *Recherches sur l'usage de l'instrument chez les Singes*. J. de Psych. 28.
- HAFFNER, K. von. 1941. *Ergebnisse der histologischen Untersuchung der von E. Mohr beschriebenen Schwanzregenerate von Myoxiden*. Zool. Anz. 135 (3/4).
- HARTMAN, C. G. 1952. *Possums*. Meriden (Connecticut).
- HECK, H. 1935/36. *Bemerkungen über die Mähne der Urwildpferde*. D. Zool. Garten, 8 (7/9).
- HEDIGER, H. 1934. *Beitrag zur Herpetologie und Zoogeographie Neu Britanniens*. Zool. Jb. (Syst.), 65.
- 1934a. *Über einen Fall von Zähmheit bei Didelphys*. D. Zool. Garten, 7 (1/3).
- 1937. *Seltene Reptilien und Amphibien der Salomon-Inseln*. Natur & Volk, 67.
- 1940. *Über die Angleichungstendenz bei Tier und Mensch*. Die Naturwiss. 28 (20).
- 1941. *Biologische Gesetzmässigkeiten im Verhalten von Wirbeltieren*. Mitt. Naturf. Ges. Bern.
- 1942. *Wildtiere in Gefangenschaft*. Basel.
- 1944. *Die Bedeutung von Miktion und Defäkation bei Wildtieren*. Schweiz. Z. Psych. u. ihre Anwend. III (3).
- 1951. *Observations sur la psychologie animale dans les parcs nationaux du Congo Belge*. Expl. d. Parcs Nat. du Congo Belge, Fasc. 1. Bruxelles.
- HESSE, R. & DOFLEIN, F. 1935. *Tierbau und Tierleben* (I). Jena.
- HILZHEIMER, M. 1913. *Handbuch der Biologie der Wirbeltiere*. Stuttgart.
- 1926. *Natürliche Rassengeschichte der Haussäugetiere*. Berlin/Leipzig.
- HINGSTON, R. W. G. 1933. *The meaning of animal colour and adornment*. London.
- HUXLEY, J. S. 1939. *Droh- und Warnfärbung bei Vögeln nebst einer allgemeinen Erörterung der biologischen Funktionen der Farbe*. J. Ornithol. 87, 240-271.
- KRIEG, H. 1937. *Luxusbildungen bei Tieren*. Zool. Jb. (Syst.), 69 (4), 303-18.
- LANG, A. 1914. *Experimentelle Vererbungslehre in der Zoologie seit 1900*. (I. Hälfte). Jena.
- LAYNE, J. N. 1951. *The use of the tail by an opossum*. J. Mamm. 32 (4).
- LEBEDINSKY, N. G. 1918. *Darwins geschlechtliche Zuchtwahl und ihre arterhaltende Bedeutung* (Habilit. vortr.). Basel.
- LINSDALE, J. M. 1946. *The California Ground Squirrel*. Berkeley/Los Angeles.

- MEISENHEIMER, J. 1921. *Geschlecht und Geschlechter im Tierreich*. (I). Jena.
- MERTENS, R. 1921. *Über die Funktion des Schwanzes der Wirbeltiere*. Nat. wiss. Wochenschr. N. F. 20 (51), 721/6.
- 1942. *Die Familie der Warane*. Abh. senck. nat. f. Ges. 462, 1-116.
- 1946. *Die Warn- und Droh-Reaktionen der Reptilien*. Abh. senck. nat. f. Ges. 471, 1-108.
- MOHR, E. 1929. *Gefangenleben einer Hausratte*. D. Zool. Garten, 1 (3/4).
- 1939. *Die Baum- und Ferkelratten-Gattungen Capromys Desmarest und Plagiodontia Cuvier*. Mitt. Zool. Inst. Hamburg. 48.
- 1941. *Schwanzverlust und Schwanzregeneration bei Nagetieren*. Zool. Anz. 135 (3/4).
- NOLL, H. 1924. *Sumpfvogelleben*. Wien/Leipzig/New York.
- NORDBY, J. E. 1934. *Kinky tail in swine*. J. Heredity, 25 (4), 171-4.
- PETERS, H. M. 1951. *Beiträge zur ökologischen Physiologie des Seeperfdchens (Hippocampus brevirostris)*. Z. vergl. Physiol. 33, 207-265.
- PORTMANN, A. 1939. *Nesthocker und Nestflüchter als Entwicklungszustände von verschiedener Wertigkeit bei Vögeln und Säugern*. Rev. suisse de Zool. 46 (12).
- 1946/48. *Etudes sur la cérébralisation chez les Oiseaux, I-V. Alauda, 14-16*.
- 1948. *Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere*. Basel.
- 1948a. *Die Tiergestalt. Studien über die Bedeutung der tierischen Erscheinung*. Basel.
- 1951. *Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger*. Rev. suisse de Zool. 58 (3).
- 1953. *Um ein neues Bild vom Organismus*. In „Offener Horizont“ (Festschrift für K. Jaspers), München.
- SCHENKEL, R. 1947. *Ausdrucks-Studien an Wölfen*. Behaviour, 1 (2).
- SCHNEIDER, K. M. 1939. *Einiges vom Grossen und Kleinen Panda*. D. Zool. Garten, 11 (6).
- 1941. *Über Fettlager im Schwanz der Krusten-(Heloderma) und Stutzechse (Trachydosaurus)*. D. Zool. Garten, 13.
- 1942. *Fettlager im Krokodil-Schwanz*. D. Zool. Garten, 14.
- SEITZ, A. 1940. *Die Paarbildung bei einigen Cichliden*. Z. Tierpsych. 4.
- SLOTOPOLSKY, B. 1921. *Beiträge zur Kenntnis der Verstümmelungs- und Regenerationsvorgänge am Lacertilienschwanz*. Zool. Jb. (Anat.), 43.
- SOUTHERNS, H. N. 1948. *Sexual and aggressive behaviour in the wild rabbit*. Behaviour, 1, 173-194.
- STEMMLER, C. 1941. *Freundschaft mit Tieren*. Erlenbach/Zürich.
- STEVENSON-HAMILTON, J. 1947. *Wild life in South Africa*. London/Toronto/Melbourne/Sydney.

- STROHL, J. 1929. *Wasserhaushalt und Fettbestand bei Steppen- und Wüstantieren*. Verh. nat. f. Ges. Basel, 40, 423-440.
- SUMNER, F. B. & COLLINS, H. H. 1918. *Autotomy of the tail in rodents*. Biol. Bull. Woods Hole, 34.
- THOMAS, O. 1905. *Regeneration of the tail of mice*. Proc. zool. Soc. London.
- TINBERGEN, N. 1940. *Die Übersprungbewegung*. Z. Tierpsych. 4, 1-40.
- TINBERGEN, N. & TER PELKWIJK, J. J. 1938. *De Kleine Watersalamander*. De Levende Natuur. 8, Amsterdam.
- URBAIN, A. 1940. *Psychologie des animaux sauvages*. Paris.
- WALLACE, A. R. 1891. *Der Darwinismus* (übers. v. BRAUNS).
- WARREN, E. R. 1927. *The Beaver*. Baltimore.
- WITHERBY, H. F. & HOLLOM, P. A. D. 1952. *The popular handbook of British Birds*. London.
-

